

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta
Biologie
Ekologická a evoluční biologie



Martina Nacházelová

Mechanismy vztahu melaninového zbarvení a behaviorálních syndromů u ptáků

Mechanisms of relationship between melanin-based colouration and
behavioural syndromes in birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: **Mgr. Veronika Javůrková, Ph.D.**

Praha, 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20.8. 2013

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především své školitelce, Veronice Javůrkové, za její ochotu, připomínky a pomoc při zpracování a celkovém usměrnění této práce. Děkuji také Jaromíru Nacházeli za pečlivé pročtení, poznámky a pomoc s opravou chyb a Halu Caswellovi za korekci anglického textu.

Abstrakt

Melaniny patří u ptáků mezi nejběžnější pigmenty deponované do peří. Jelikož melaninové zbarvení vykazuje variabilitu v intenzitě a rozsahu, běžně se mu přisuzuje funkce maskovací a mechanická, zpevňující strukturu peří. V poslední době se však ukazuje, že úroveň melaninového zbarvení bývá korelována s mnoha fyziologickými a behaviorálními znaky a melaninovému zbarvení se začíná přisuzovat významná signální role. Důvodem korelace melaninového zbarvení s behaviorálními projevy je pleiotropní účinek genů regulujících melanokortinový systém a fyziologický účinek hormonů testosteronu a kortikosteronu během melanogeneze. Tato práce popisuje jak genetické a fyziologické aspekty a mechanismy vztahu melaninového zbarvení a behaviorálních syndromů u ptáků, tak na základě dostupných studií shrnuje, že u několika druhů ptáků se prokazuje signální funkce melaninového zbarvení a ornamentu, který je často korelován s vyšší agresivitou a tím i dominancí, sexuální aktivitou, lepším zvládáním stresu, „fast“ strategií exploračního chování, větší odvahou při prozkoumávání nových objektů a prostředí a ovlivňuje také rodičovské a antipredační chování. Přestože je tomuto tématu u ptáků věnována čím dál větší pozornost, je nutno poukázat na nutnost se v budoucnu zaměřit zejména na druhy s výrazným pohlavním dichromatismem nebo druhy polymorfní v melaninovém zbarvení, jejichž morfy se mohou vzájemně lišit svými životními strategiemi a chováním.

Klíčová slova: melanin, melaninové zbarvení, chování, behaviorální syndromy, pleiotropie, melanokortinový systém, testosteron, kortikosteron

Abstract

Melanins are the most common pigments incorporated into birds' feathers. Since melanin-based coloration is variable in the extent and intensity, its function is considered to be particularly cryptic and mechanical, hardening the feather structure. However, recently it has been found that melanin-based coloration also has a signaling function, due to the observed correlation between this type of coloration and many physiological and behavioral traits. These relationships follow from the pleiotropic effects of genes regulating the melanocortin system and the physiological effects of testosterone and corticosterone, which are involved in melanogenesis. This work describes genetic and physiological mechanisms of the relationship between melanin-based coloration and behavioral traits in birds and, based on available studies, supports the signaling function of this type of coloration. Melanin-based coloration has been shown to be positively correlated with aggressiveness and dominance, sexual activity, coping with stress, a fast strategy of exploratory behavior, parental care, and anti-predator behavior in many bird species. However, despite intense research interest in this topic in last decade, it is worth noting that more experiments focused on species with a distinct sexual dichromatism or polymorphism in melanin-based coloration, whose morphs can differ significantly in life-history strategies and behavior, should be done.

Key words: melanin, melanin-based colouration, behaviour, behavioural syndromes, pleiotropy, melanocortin system, testosterone, corticosterone

Obsah

1. Úvod	1
2. Typy pigmentů a jejich chemická a biologická role	2
2.1. Melaniny	2
2.2. Typy melaninů, jejich struktura a původ	3
2.3. Melanogeneze a mechanismy její regulace	5
3. Melaninové zbarvení u ptáků	6
3.1. Typy a evoluce melaninového zbarvení	6
3.2. Barevný polymorfismus v melaninovém zbarvení	7
4. Pleiotropie melanokortinového systému	10
4.1. Melanokortinové receptory a jejich role v organismu	12
4.1.1. MC1R	12
4.1.2. MC2R	13
4.1.3. MC3R	13
4.1.4. MC4R	13
4.1.5. MC5R	14
4.2. Melanokortiny	15
4.3. Vztahy mezi úrovní melaninového zbarvení a odpovědí na stres	15
5. Behaviorální syndromy	17
5.1. Personalita, temperament a „coping styles“	17
5.2. Signální ornamenty („badges of status“)	18
5.3. Vliv testosteronu a kortikosteronu	19
5.4. Jednotlivé typy behaviorálních syndromů korelující s melaninovým zbarvením u ptáků	21
5.4.1. Agresivita („aggressiveness“)	21
5.4.2. Zvládání stresu („coping styles“/„proactive-reactive syndrome“)	22
5.4.3. Antipredační chování („anti-predator behaviour“)	23
5.4.4. Explorační a vyhýbavé chování („exploration-avoidance behaviour“)	24
5.4.5. Rodičovská péče („parental care“)	24
5.5. Korelace behaviorálních syndromů	26
6. Závěr	27
7. Seznam použité literatury	29



Jespák bojovný (*Philomachus pugnax*) je druh s výrazným sexuálním dimorfismem a polymorfismem v melaninovém zbarvení mezi samci. Námluvy probíhají v leku a samci se liší svými strategiemi získání samic v závislosti na jejich melaninovém zbarvení.

1. Úvod

Ptáci byli odedávna obdivováni pro své nápadné akustické projevy a pro pestrost a krásu zbarvení mnohých druhů. Až evoluční teorie a Darwinův přírodní výběr podaly vysvětlení, k čemu je taková pestrost a variabilita užitečná, a více lidí se postupně začalo zabývat barevností ptáků z vědeckého hlediska, aby začali objevovat stále nové a velmi zajímavé souvislosti mezi barevností a dalšími vlastnostmi nebo životními a sexuálními strategiemi jednotlivých druhů.

Není novinkou, že v rámci jednoho druhu se samice a samci nebo i jedinci jednoho pohlaví, mohou vzájemně odlišovat zbarvením, tj. mohou být dimorfní, popřípadě polymorfní. O něco novější je zjištění, že v závislosti na tomto zbarvení se ptáci mohou mírně či výrazně lišit v některých behaviorálních projevech a na základě své barevnosti mohou být i jinak vnímáni ostatními jedinci svého druhu.

Ve své práci jsem shrnula soudobé poznatky o vztahu zbarvení vyvolané jedním typem pigmentů a projevech chování u ptáků. Konkrétně jsem se zaměřila na melaninové zbarvení, jeho vlivy na chování a mechanismy, kterými jsou obě vlastnosti korelovány, ať už se týkají genetiky nebo fyziologie. Zdá se, že tyto korelace existují především díky pleiotropním účinkům genů podílejících se na regulaci melanokortinového systému a částečně také díky provázanosti melanokortinového systému s dalšími hormony v organismu. Důsledkem je, že více melanizovaní jedinci bývají agresivnější, odolnější stresu, sexuálně aktivnější a obvykle mají vyšší sociální postavení (West a Packer 2002; Ducrest et al. 2008). Korelace mezi těmito a dalšími typy chování pak souhrnně označujeme behaviorálními syndromy nebo personalitou, které ovlivňují celkovou fitness jedince a hrají tak i roli v přírodním výběru a evoluci chování ptáků (Réale et al. 2007).

Cílem této bakalářské práce bylo popsat:

- Melanin, jeho typy a způsob syntézy v organismu
- Evoluční výhody a funkce melaninového zbarvení u ptáků
- Proximální příčiny korelace melaninového zbarvení a chování u ptáků:
 - Genetické: pleiotropní účinky melanokortinového systému
 - Fyziologické: role testosteronu a kortikosteronu
- Jakým způsobem a které typy chování ptáků souvisí s melaninovým zbarvením a příklady studií, kde byl takový vztah prokázán

2. Typy pigmentů a jejich chemická a biologická role

V přírodě se u ptáků, stejně jako u jiných zvířat, přirozeně vyskytuje několik typů pigmentů. Právě díky pigmentům různě uloženým ve větvích a paprscích tvořících prapory per může peří nabývat různých barev, odstínů a intenzit zbarvení. Tyto chemické látky, v závislosti na struktuře svých molekul a koncentraci, absorbují světlo určitých vlnových délek a zbylým, které je odraženo, vytvářejí výslednou percepci barvy. Pigmenty jsou kromě peří uloženy i ve vaječných skořápkách, kůži a očích ptáků (Prum 2006). Existují ale i jiné způsoby vzniku barev. Mohou být závislé na úpravě struktury pera pomocí sítě nepigmentovaných keratinových tyčinek rozdělených vzdušnými kanálky, která odráží či rozptyluje různé vlnové délky dopadajícího světla. Takové barvy se pak označují jako strukturální (Dyck 1976 ex Andersson 1996).

Na výsledných barvách opeření se může podílet jak strukturální zbarvení, tak pigmenty uložené ať už v peří, nebo kůži. Tímto způsobem, kombinací strukturálního zbarvení a karotenoidních pigmentů, vzniká například žlutá nebo oranžová barva kůže u druhů jako tyran Cabotův (*Tragopan caboti*), trogon žlutolící (*Apaloderma aequatoriale*), tukan obrovský (*Rhamphastos toco*) a lesknáček žlutobřichý (*Dyaphorophya concreta*) (Prum a Torres 2003).

Dále pak díky vícevrstevné struktuře skládající se z vrstev tvořených keratinem, melaninem a vzduchem, lišících se vzájemně indexem lomu, vzniká iridescentní zbarvení (Doucet a Meadows 2009). Příkladem je peří dospělých samců lemčíka hedvábného (*Ptilonorhynchus violaceus minor*) (Doucet et al. 2006), vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Perrier et al. 2002), zbarvení ok na ocase samců páva chocholatého (*Pavo muticus*) (Zi et al. 2003) atd.

2.1. Melaniny

Melaniny patří mezi nejznámější a v přírodě nejrozšířenější pigmenty. Byly nalezeny u rostlin, hub i živočichů, pro které jsou tyto pigmenty hlavními a nejběžnějšími. Hojně jsou zastoupeny rovněž u ptáků spolu s dalšími významnými pigmenty, jako jsou karotenoidy, porfyriny či psittacofulviny. Nenajdeme je pouze u albínů (McGraw et al. 2002). Přesto jsou naše vědomosti o melaninech omezené a existuje relativně málo studií s jeho chemickou charakterizací, mimo jiné díky obtížím s analýzou těchto pigmentů, protože vznikají složitým a nesnadno pozorovatelným endogenním procesem (McGraw 2006).

Nejvíce je v současnosti známo o karotenoidech, které mohou zvířata získat pouze prostřednictvím potravy, jelikož je nemohou sama syntetizovat (Brush 1990; Saino et al. 1999). Melaninové ornamenty naproti tomu nejsou citlivé na nedostatek potravy během pelichání, jak ukazuje studie provedená na vrabci domácím (*Passer domesticus*) a vlhovci hnědohlavém (*Molothrus*

ater) (McGraw et al. 2002). Jejich exprese je ovlivňována zejména geneticky a fyziologicky (prostřednictvím hormonů), jak je rozvedeno v následujících kapitolách této práce.

Melaniny vytvářejí škálu odstínů sahající od žlutohnědé či červenohnědé až po černou (Wakamatsu a Ito 2002). Neznamená to ale, že tyto barvy jsou tvořeny výlučně melaniny. Jejich původ může být alespoň částečně i v jiných pigmentech. Například v sytě rezavě oranžovém peří u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*), běžně pokládaném za melaninový ornament, bylo nalezeno i menší množství karotenoidů (Saino et al. 1999).

Množství melaninu a vzhled melaninových ornamentů zřejmě vypovídá také o dalších vlastnostech a osobitosti či behaviorálních syndromech zvířat. Je známo, že některé melaninové ornamenty mají funkci sekundárních pohlavních znaků. Typickým příkladem je černá skvrna pod zobákem samců vrabce domácího (*Passer domesticus*), poměrně často studovaného druhu, která slouží jako důležitý sociální a sexuální signál. Ovlivňuje samičí volbu, signalizuje dominanci a je využívána při střetech mezi samci, kde nabývá funkce zbraně (Berglund et al. 1996; Gonzalez et al. 2002).

2.2. Typy melaninů, jejich struktura a původ

Melaninový pigment se vyskytuje ve dvou hlavních formách – jako eumelanin a pheomelanin. Eumelanin vytváří barvy černou, tmavohnědou či šedou, zatímco pheomelanin produkuje žlutohnědé, rezavé a červenohnědé zbarvení. Tyto dva typy se neliší pouze barvou, ale i chemickou strukturou (Liu et al. 2005).

Melaniny jsou heterogenní biopolymery produkované u obratlovců specializovanými buňkami melanocyty, které jsou rovněž poměrně různorodé. Z ontogenetického hlediska pocházejí z neurální lišty, ze svých prekurzorů melanoblastů. Právě melanocyty se tedy vyskytují pouze u živočichů s neurální lištou, tedy obratlovců (Vertebrata) (Plonka et al. 2009; Gans a Northcutt 1983). Během vývoje embrya migrují na místa výskytu u dospělců, což jsou primárně kůže, vlasové a chlupové cibulky u savců, peří u ptáků a oči. Ne všechny buňky schopné produkce melaninu ale pocházejí z neurální lišty. Příkladem je pigmentovaný epitel sítnice, některé neurony a tukové buňky (Cichorek et al. 2013).

V rámci melanocytů vznikají melaniny ve specializovaných organelách, melanozomech, které se mohou lišit svoji velikostí, počtem a hustotou v buňce. Dva různé typy melanozomů je možné rozlišit i podle tvaru. Pheomelanozomy jsou kulovité, zatímco eumelanozomy nabývají eliptického, méně pravidelného tvaru (Granholm a Van Amerongen 1991). Následně se melanocyty dostávají na místa pigmentace – z kůže do keratinocytů, u savců z chlupových nebo vlasových cibulek do stvolu a

u ptáků do praporu pera, kde vzniká finální melaninový vzor a jeho struktura (Hearing a Tsukamoto 1991).

Melaninové pigmenty jsou derivátem aminokyseliny tyrozinu a vznikají v melanocytech procesem zvaným melanogeneze. Jediným enzymem nezbytně nutným k této reakci je tyrozináza, i když pigmentace může být ovlivňována i enzymy dalšími (Hearing a Tsukamoto 1991). Počáteční stádia eumelanogeneze se shodují s pheomelanogenezí. Oba procesy začínají hydroxylací tyrozinu tyrozinázou za vzniku L-3,4-dihydroxyphenylalaninu (DOPA), který je opět za působení tyrozinázy rychle oxidován na dopaquinone (Liu et al. 2005). Dopaquinone je vysoce reaktivní a bez přítomnosti sloučenin thiolu projde intramolekulární cyklizací, která nakonec vede ke vzniku eumelaninu. Na tomto procesu se podílejí bílkoviny odvozené od tyrozinázy: tyrosine-related protein 1 (TYRP1) a 2 (TYRP2). Zasáhnou-li však do reakce thiol (například glutation či cystein), dochází k dalším reakcím, jejichž konečným produktem je pheomelanin. TYRP1 a TYRP2 se pheomelanogeneze neúčastní (Cichorek et al. 2013; Kobayashi et al. 1995; Wakamatsu a Ito 2002; a viz Schéma 1).

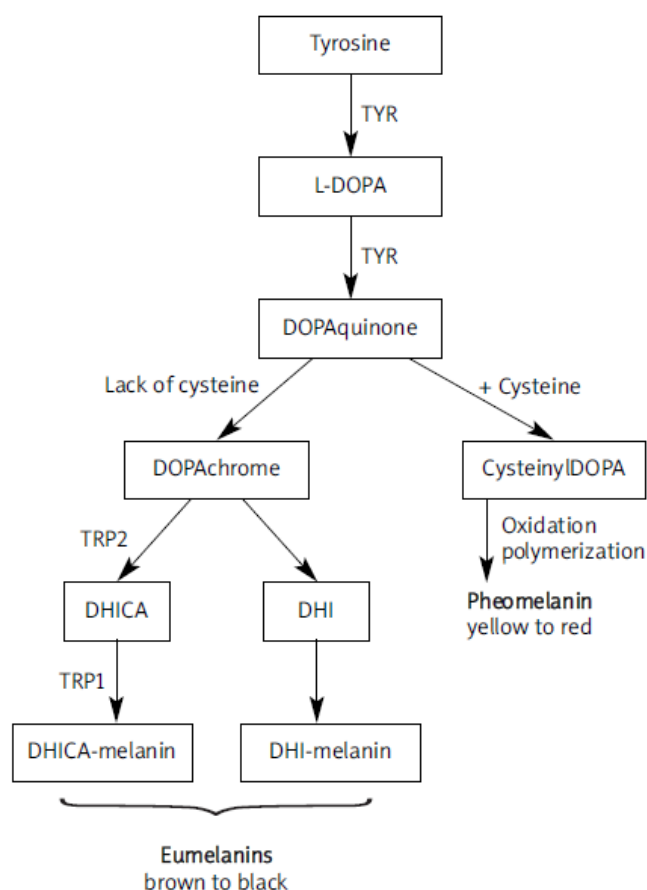


Schéma 1: Zjednodušené schéma vzniku eumelaninů a pheomelaninů v melanocytech. Tyrozin se působením základních enzymů jako je tyrozináza (TYR), „tyrosine-related protein“ 1 (TYRP1) a 2 (TYRP2) mění na polymer melaninu, směs eumelaninů a pheomelaninů. Převzato z Cichorek et al. 2013.

2.3. Melanogeneze a mechanismy její regulace

Melanin je z chemického hlediska velmi různorodý polymer, který se skládá z jednotek různých oxidačních stavů 5,6-dihydroxyindolu (DHI) a 5,6-dihydroxyindol-2-karboxylové kyseliny (DHICA) a z jednotek pyrrolu odvozených z jejich peroxidačního štěpení (Swan a Waggott 1970; Wakamatsu a Ito 2002).

Melanogeneze je ovlivňována také dalšími mimobuněčnými faktory. Ty mohou rozhodovat o tom, zda dojde k tvorbě melaninu a který typ melaninu vznikne. Důležitým faktorem stimulujícím tvorbu melaninu je melanocyty stimulující hormon (MSH), produkt sekrece neurohypofýzy. Po navázání tohoto hormonu na receptory nacházející se na povrchu melanocytů byl alespoň u myší a nižších obratlovců zaznamenán významný, až stonásobný nárůst produkce melaninu (Hearing a Tsukamoto 1991), konkrétně především eumelaninu (Granholm a van Amerongen 1991).

3. Melaninové zbarvení u ptáků

3.1. Typy a evoluce melaninového zbarvení

Ptáci jsou jako skupina známí svými pestrými barvami a velkou variabilitou vzorů na svých integumentech, které bývají tvořeny právě melaninem. Příkladem mohou být příčné či vertikální proužky nebo tečky různých odstínů, tvarů a velikostí, které bývají ohraničeny nepigmentovanými částmi peří. Tyto struktury vznikají díky schopnosti melanocytů spouštět a zastavovat lokální syntézu melaninu. Něco takového je třeba u karotenoidního ornamentu nemožné díky odlišnému způsobu ukládání pigmentu do pera (McGraw 2006).

Melaninové zbarvení jednotlivých druhů se pravděpodobně vyvinulo v důsledku protichůdných evolučních tlaků – přirozeným výběrem získávají ptáci nenápadné, maskovací zbarvení, aby se stali méně nápadnými pro své predátory, případně kořist (Endler 1980; Gomez a Théry 2007). Na druhou stranu ale existuje i selekce pro nápadné zbarvení, které slouží jako signalizace ať už pro potenciálního partnera, soka nebo pro ostatní jedince druhu, případně i varování pro příbuzné, mutualistické druhy (Gomez a Théry 2007). Konkrétní zbarvení závisí nejen na těchto funkcích, ale rovněž na biotopu výskytu daného druhu, kde má signál fungovat. Závislost na typu prostředí platí v případě jak signalizačního, tak i kryptického zbarvení, protože různé biotopy se mohou významně lišit např. světelnými podmínkami (Endler 1988; 1993).

Působením sexuálního a přirozeného výběru mohlo dojít ke vzniku pohlavního dichromatismu, který činí samce zvlášť nápadnými. Aby nebyli snadnou kořistí po celý rok, mohou mít výrazné zbarvení jen po část roku, nejlépe pouze během námluv. Zajímavým příkladem je bělokur horský (*Lagopus mutus*). Samci tohoto druhu jsou svým bílým zbarvením v zimě nenápadní ve sněhu, ale po jeho odtání si bílé, tou dobou v jejich domovské tundře již velmi nápadné zbarvení ponechají ještě nějaký čas, než přepeří do kryptického. Když se samec spáruje a již nepotřebuje výrazné bílé zbarvení, aktivně se zašpiní, čímž se během krátké doby stane méně nápadným a omezí tak riziko predace, které je vysoké do doby, než přepelichá. Díky této flexibilní maskovací metodě se samci naopak mohou během jednoho dne úplně očistit v případě, že jejich samice přijde o snůšku a je připravena se znovu pářit (Montgomerie et al. 2001).

Kompromisem mezi oběma selekčními tlaky je vytvoření signálního zbarvení, které je nápadné pouze pokud ho pták záměrně ukáže. Například pro bahňáky z řádu Charadriiformes je typické, že mají signální zbarvení – bílé skvrny a části opeření - nápadné především nebo pouze za letu. Jsou totiž často umístěny na křídlech, zádech, kostřeci a ocasu (Brooke 1998).

Některé typy zbarvení se zase mohly vyhnout kompromisům a vyvinout se pro funkci maskovací i signální zároveň. Příkladem je (příčně) pruhovaný vzor na peří sloužící primárně jako kamufláž díky nižší detektabilitě barevných vzorů na heterogenním pozadí. Takový ornament je ale

zblízka zároveň výrazný a může nabývat signální funkce pro intraspecifickou komunikaci. Značná pravidelnost takového vzoru navíc není nutná ke kamufláži, může ale indikovat dobrý stav peří a kvalitu samce (Gluckman a Cardoso 2009; 2010). Takto symetrické zbarvení je preferováno například samicemi zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) (Swaddle a Cuthill 1994).

Kromě signalizace a maskování má melanin v peří funkci mechanickou. Keratin v melanizovaném peří je pevnější a lépe odolává odírání a lámání při letu (Bonser 1995; Butler a Johnson 2004). Tomu odpovídá zjištění, že mezi kulíkovitými bahňáky (Charadriidae) mají nejvíce melanizované opeření samci těch druhů, které tokají ve vzduchu. Jejich tmavé zbarvení zřejmě podporuje i sexuální selekce, při níž si samice vybírají melanizovanější partnery pro jejich tmavé zbarvení kontrastující s oblohou (Bókony et al. 2003). Tyto druhy mají také nejvýraznější sexuální dimorfismus ať už v melaninovém zbarvení (Bókony et al. 2003), nebo u bahňáků tokajících pomocí akrobatického letu i ve velikosti, kdy jsou samci oproti samicím menší, aby zvýšili svoji obratnost při náročných letových manévrech (Székely et al. 2000).

S pevností melaninového peří souvisí fakt, že tento pigment pravděpodobně slouží také jako ochrana peří před bakteriální degradací - tzv. „feather-degrading“ bakteriemi. Empirické studie byly provedeny například na tmavém (melanizovaném) a bílém (nemelanizovaném) peří husy domácí (*Anser domesticus*), které bylo vystaveno působení bakterií *Bacillus licheniformis*. V experimentu bílé peří více podpořilo růst bakterií, které zničily větší masu a degradovaly peří rychleji ve srovnání s melanizovaným vzorkem peří (Gunderson et al. 2008). Stejný efekt byl prokázán na tmavých a bílých částech stejného pera pocházejícího z lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Bílé části peří byly navíc méně odolné bakteriím u samců (Ruiz-de-Castañeda et al. 2012).

Funkce melaninového zbarvení některých druhů však teprve čeká na objasnění. Příkladem je černé zbarvení ptáků obývajících pouště. Mnohé tmavé druhy mají kryptické zbarvení, aby splývaly s okolím, ale vzácní nejsou ani ptáci s velkým poměrem tmavého peří (Buxton 1923 ex Ward et al. 2002). Existuje několik možných vysvětlení týkajících se například kryptise, signalizace, odolnosti před obroušením, termoregulace a obrany před UV zářením, shrnutých v článku Ward et al. (2002).

3.2. Barevný polymorfismus v melaninovém zbarvení

U mnohých druhů zvířat i rostlin můžeme vidět barevný polymorfismus – tj. formy jednoho druhu lišící se vzájemně zbarvením. U ptáků se barevný polymorfismus v melaninovém zbarvení vyskytuje u 3,5 %, tedy 334 druhů. Velmi běžný byl zejména u řádů sov (Strigiformes), brodivých (Ciconiiformes), kukaček (Cuculiformes) a hrabavých (Galliformes) (Galeotti et al. 2003).

Podle definice Buckleyho (1987) je druh polymorfní, když v populaci jedinci stejného věku a pohlaví nabývají jedné z několika barevných variant, které byly geneticky přeneseny z jedné generace

na druhou, a jejichž exprese není vůbec nebo jen málo citlivá na podmínky prostředí a stav těla (Roulin 2004).

Barevné morfy mohly vzniknout jak přirozenou, tak sexuální selekcí, případně jako nepřímá odpověď na selekci zaměřenou na jiné vlastnosti geneticky korelované se zbarvením (Roulin 2004).

U ptáků je barevný polymorfismus v melaninovém zbarvení běžný mezi dravci. To naznačuje, že hnací silou v evoluci polymorfismu by mohl být vztah mezi predátorem a kořistí. Podle jedné teorie se nová barevná morfa predátora do populace začlení snáze díky tomu, že ji kořist nezná a není před ní příliš ostražitá. Také se její zbarvení obtížněji naučí za předpokladu, že je nová morfa v populaci vzácná (tzv. apostatická selekce). Předpokladem je, že lovená kořist má schopnost rozlišit zbarvení predátora a následně také uniknout. Takové kognitivní schopnosti lze očekávat především u savců a ptáků. Tuto hypotézu testovali Roulin a Wink (2004) na dravcích rodů *Buteo* a *Accipiter* s výsledkem, že polymorfní druhy častěji loví savce než příbuzné druhy monomorfní. V podílu ulovených ptáků, plazů ani hmyzu se monomorfní a polymorfní druhy dravců výrazně nelišily. V rámci rodů *Buteo* a *Accipiter* vyšlo najevo, že rozdíly v podílu a typu lovené kořisti mohou souviset také s morfologickými charakteristikami predátora. Polymorfní dravci mají delší křídla, což jim napomáhá při lovu savců. Zjištění, že polymorfní druhy (oproti druhům monomorfním) loví častěji savce, je platné pro všechny dravce se známými fylogenetickými vztahy, nejen pro dva výše zmíněné rody (Roulin a Wink 2004).

Druhá hypotéza, která může vysvětlit tento i další případy barevného polymorfismu v melaninovém zbarvení, se zakládá na možném lepším přizpůsobení různých barevných morfů určitému prostředí – např. tmaví jedinci jsou méně nápadní v zarostlém prostředí, kam neproniká příliš světla, zatímco v otevřeném a osvětleném biotopu mají výhodu jedinci světlé barvy, kteří jsou nejen méně nápadní, ale také se méně přehřívají (Galeotti et al. 2003). Jednotlivé morfy jsou pak udržovány disruptivní selekcí, při níž jsou znevýhodněny nebo vůbec nevznikají přechodné formy (Smith 1966; 1993; Skúlason a Smith 1995; Bolnick et al. 2003; Roulin a Wink 2004).

S tím souvisí také hypotéza „matching habitat choice“ (volně přeloženo jako „výběr odpovídajícího habitatu“), podle které si každý jedinec aktivně vybírá mikrohabitat, který nejlépe odpovídá jeho fenotypu, aby tak zvýšil svou fitness. Hledá biotop, kterému je nejlépe přizpůsoben a který dokáže nejlépe využít, nezávisle na kompetici. Volba vhodného habitatu může zvýšit místní úroveň adaptace, stabilizovat populační dynamiku, udržovat genetickou variabilitu (případně i polymorfismus) nebo může dát vzniknout geneticky variabilnímu druhu. Toto chování tak není výhodné pouze pro jedince, ale i pro populace, druhy nebo vyšší taxony, u kterých se vyvinulo, protože jim pomáhá přežít z dlouhodobého hlediska. Je tedy možné, že by mohlo ovlivnit také makroevoluční jevy a vést až ke speciaci (Edelaar et al. 2008). Výzkumu tohoto tématu zatím nebylo věnováno mnoho pozornosti a neexistuje mnoho empirických studií týkajících se ptáků. Tato hypotéza se však prokázala u samic sovy pálené (*Tyto alba*), u níž jsou jednotlivé morfy nacházeny

v typu prostředí, kterému jsou lépe přizpůsobeny (Dreiss et al. 2012). Podobně si pěnkavky prostřední (*Geospiza fortis*) vybírají potravu podle svého fenotypu. Menší jedinci tohoto značně variabilního druhu nemohou rozbít velká semena a mezi jedinci, kteří toho schopni jsou, byl nalezen pozitivní vztah mezi zručností při manipulaci se semeny a velikostí zobáku (Price 1987).

Barevný polymorfismus v melaninovém zbarvení může také signalizovat určité strategie chování. Například hnědé a šedé formy samců motáka pochopa (*Circus aeruginosus*) se chovají jinak při odhánění potenciálních predátorů („mobbingu“). Šedí samci se neúčastní vůbec nebo jen velmi zřídka, zatímco hnědí jsou v těchto situacích výrazně aktivnější (Sternalski a Bretagnolle 2010). Barevně polymorfní sovy pálené (*Tyto alba*) se zase liší disperzním chováním. Rezavé morfy hnízdí dál od místa svého vylíhnutí než světlé morfy (van den Brink et al. 2012a).

Zajímavým a zřejmě nejznámějším příkladem jsou námluvy jespáka bojovného (*Philomachus pugnax*). Samci přepeřují do pestrého šatu, jehož nejnápadnějšími částmi jsou barevné límce kolem krku a dva chomáče peří na hlavě. Individuální variabilita ve zbarvení je obrovská, od černé přes hnědou či rezavou až k bílé nebo kombinované, se vzorováním apod. Námluvy jespáků probíhají v leku a samci se liší svými strategiemi vedoucími k získání samice. Byly popsány tři typy, a sice rezidentní, kteří obhajují malé teritorium v rámci leku, okrajoví, kteří se nepravidelně objevují při krajích leku a mohou případně získat teritorium, a satelitní samci, kteří nemají teritorium, neprojevují se agresivně a objevují se v teritoriích rezidentů, jimiž mohou být buď tolerováni, nebo vyhnáni (Hogan-Warburg 1966). Vzhledem k melaninovému zbarvení byly první dvě strategie pozorovány u samců s poměrně tmavým límcem a hlavou, zatímco satelitní samci mívají toto peří světlé či bílé (van Rhijn 1973).

4. Pleiotropie melanokortinového systému

Jedním z cílů této práce bylo popsat, jakým způsobem a proč u ptáků bývá melaninové zbarvení spojeno s variabilitou v některých fyziologických, morfologických a behaviorálních znacích. Tento vztah je zřejmě důsledkem pleiotropních účinků genů melanokortinového systému, které se podílejí na syntéze melaninu (Roulin 2004; Cone 2005; Ducrest et al. 2008).

Mezi regulátory melanogeneze patří s G proteinem spřažené receptory se strukturou sedmi transmembránových podjednotek, melanokortinové receptory 1-5 (MC1-5R) a jejich ligandy, z genu pro proopiomelanokortin (POMC) pocházející antagonisté těchto receptorů - melanokortiny (peptidy melanin stimulující hormony (MSH) α -, β - a γ -MSH, adrenokortikotropní hormon, ACTH) (viz Schéma 2). Patří sem také lokus *extension*, kódující receptor pro MSH a agouti lokus se svými produkty „agouti-signalling“ proteinem (ASIP), inverzním agonistou a antagonistou MC1R s funkcí inhibice melanogeneze a „agouti-related“ proteinem (AGRP), který interaguje především s MC3R a MC4R v mozku. A navíc dva pomocné proteiny – mahogany a syndecan-3, které modulují aktivitu melanokortinových peptidů. POMC, AGRP a všechny MCR geny už byly izolovány a popsány i u ptáků. Funkce proteinů mahogany a syndecan-3 ale ještě čeká na objasnění (Gantz et al. 1993b; Lu et al. 1994; Kobayashi et al. 1995; Gantz a Fong 2003; Boswell a Takeuchi 2005; Ducrest et al. 2008).

Melanokortiny jsou produktem posttranslačního zpracovávání genu pro proopiomelanokortin (POMC) a mají široké spektrum dalších fyziologických funkcí (Gantz et al. 1993b, Ducrest et al. 2008). Jako melanokortiny jsou označovány všechny peptidy vzniklé z POMC genu, s výjimkou endorfinů. Z POMC proteinu vznikají tři skupiny peptidů s různými účinky – adrenokortikotropními, melanotropními a opiátními (Roselli-Reh fuss et al. 1993).

MC receptory a melanokortinový systém obecně byly studovány především u savců – zejména člověka a laboratorních hlodavců. Podobně detailní informace o nesavcích druzích takřka neexistují. Studie, které se pokusily o charakterizace MC receptorů u ryb, však ukazují, že jednotlivé typy těchto receptorů vznikly už velmi brzy v evoluci obratlovců a většina subtypů MCR, stejně jako mnohé jejich vlastnosti včetně genové struktury, se příliš nezměnily během posledních více než 400 milionů let, tj. za celou historii tetrapodů. (Schiöth et al. 2003; 2005).

Možným důvodem, proč se ptačímu melanokortinovému systému doposud nedostávalo velké pozornosti je fakt, že na rozdíl od většiny savců ptáci postrádají prostřední lalok hypofýzy (*pars intermedia*), kde byla prvně lokalizována produkce α -MSH. Z toho se usoudilo, že α -MSH není pro ptáky důležitý a ptačí melanokortinový systém tedy není srovnatelný se savčím (Boswell a Takeuchi 2005). Později se však přišlo na to, že α -MSH se u ptáků vyskytuje spolu s ACTH ve stejných buňkách zadního laloku hypofýzy, což bylo prvně zjištěno u kuřat (Hayashi et al. 1991) a kachen (Iturriza et al. 1980).

U kura domácího pak bylo izolováno všech pět subtypů melanokortinových receptorů, jak odpovídá situaci u savců. Všechny tyto geny jsou přítomny v jedné kopii a neobsahují žádné introny (Boswell a Takeuchi 2005). Takeuchi et al. 2003 zkoumali melanokortinový systém a zjistili, že všechny ptačí melanokortinové receptory, POMC a AGRP se vyskytují na mnohých místech v těle tak, jak odpovídá rozmístění u savců. Data, která získali Takeuchi et al. (2003) ukazují, že nejméně dva systémy - regulace pigmentace a energetická homeostáze - jsou pro obě třídy společné a vznikly tak pravděpodobně už u společného předka ptáků a savců alespoň před 300 miliony let.

Působení melanokortinů je podmíněno tím, že se melanokortiny váží na skupinu specifických receptorů spřažených s G proteinem, které se pak napojují na adenynyl cyklázu. Tetrapodi disponují celkem pěti melanokortinovými receptory, zatímco u kostnatých ryb se jejich počty různí (Sánchez et al. 2010).

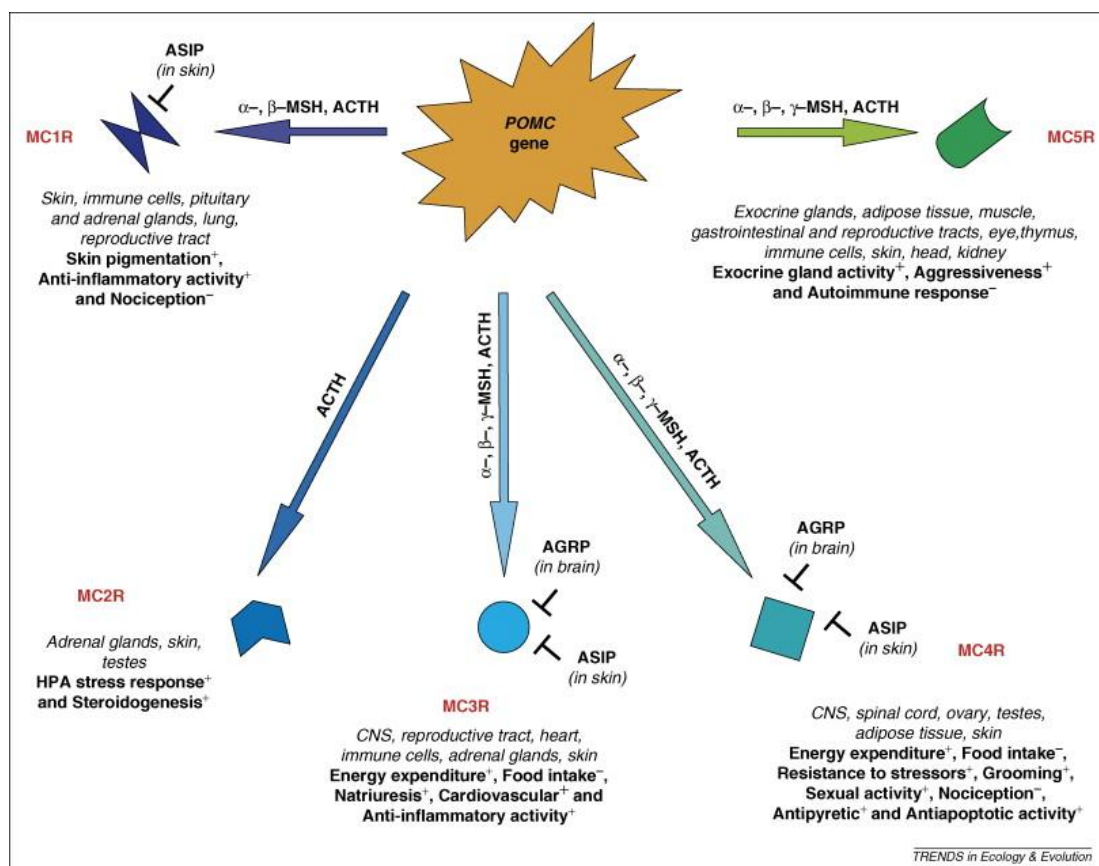


Schéma 2: Melanokortinový systém. Produkty POMC genu (α -, β -, γ -MSH a ACTH) se váží na pět melanokortinových receptorů (MC1-5R). Umístění receptorů u obratlovců je napsáno kurzívou, jejich funkce tučně. + a – značí pozitivní a negativní efekt na danou funkci po navázání melanokortinu na receptor. Agonisté a inverzní antagonisté MC receptorů jsou označeny symbolem \perp . Převzato z Ducrest et al. 2008.

Díky tomu, že se melanokortiny váží nejen k MC1R, ale také ke zmíněným čtyřem dalším melanokortinovým receptorům – MC2-5R, které se nacházejí na různých místech a mají odlišné fyziologické funkce, mohou spolu souviset melaninové zbarvení a další fenotypové znaky (viz Ducrest et al. 2008 a Schéma 2). Mimo jejich vliv na konkrétní funkce přes α -MSH a ACTH ovlivňují melanokortiny také chování, učení a paměť, kontrolu kardiovaskulárního systému, analgesii, termoregulaci, uvolňování dalších neurotransmitérů jako je prolaktin, luteinizační hormon a biogenní aminy. Dále byly u melanokortinů zjištěny imunomodulační a neurotrofní vlastnosti a jejich účast na některých procesech doprovázejících porod (shrnuje Gantz et al. 1993b)

4.1. Melanokortinové receptory a jejich role v organismu

4.1.1. MC1R

Melanokortin 1 receptor je spolu s agouti lokusem hlavním genem kontrolující tvorbu melaninu. Aktivace MC1R spouští eumelanogenezi, zatímco jeho inhibice zapříčiňuje produkci pheomelaninu. Jde především o α -MSH receptor vyskytující se ve velkém množství v melanocytech epidermis a folikulů (Chhajlani a Wikberg 1992). Dále byl lokalizován v buňkách melanomu, v hypofýze, nadledvinách, plicích a v rozmnožovací soustavě (Ducrest et al. 2008). I u ptáků byl tento gen nalezen v melanocytech, kde se má klíčovou úlohu v pigmentování per, a navíc ještě ve vyvíjejících se očích kuřat (Teshigawara et al. 2001; Boswell a Takeuchi 2005). Savčí MC1R je kódován lokusem *extension*, jehož mutace mají za následek různé pigmentace (Robbins et al. 1993). U kuřat má podobnou roli lokus *extended black*, který kontroluje relativní množství eumelaninu a pheomelaninu v melanocytech a kóduje MC1R (Takeuchi et al. 1996; 2003). Interakce MC1R s α -MSH hrají klíčovou roli ve fyziologii pigmentového systému obratlovců. Jeho aktivace zvyšuje hladinu cAMP v buňkách, což startuje hlavní projevy α -MSH, transkripční aktivaci tyrosinázy, což má za následek přepnutí z pheomelanogeneze na eumelanogenezi (Sánchez et al. 2010). Rovněž bodové mutace, které vytvářejí hyperaktivní receptory, mohou za tmavnutí tělního pokryvu nositele (tzv. eumelanizace), zatímco mutace produkující inaktivní receptory způsobují ztrátu pigmentu a zesvětlování (tzv. pheomelanizace; Robbins et al. 1993; Sánchez et al. 2010). Mutace, které byly detekovány u zástupců několika řádů ptáků, podávají důkaz, že variabilita MC1R genu je zdrojem barevného polymorfismu u divokých ptáků, stejně jako u kura domácího (Boswell a Takeuchi 2005). Mimoto agouti peptid, normálně se vyskytující v kůži, je účinným antagonistou MC1R, což vysvětluje inhibiční účinky tohoto peptidu na syntézu eumelaninu (Lu et al. 1994).

4.1.2. MC2R

MC2R je specifickým receptorem ACTH. Zbylé čtyři receptory typicky váží melanin stimulující hormony (MSH). MC2 receptor byl nalezen v kůře nadledvin (Mountjoy et al. 1992) a slezině – včetně ptáků, což značí, že i u nich tento receptor zprostředkovává endokrinní i imunoregulační funkce ACTH (Takeuchi et al. 1998).

4.1.3. MC3R

MC3R se vyskytuje především v savčím v mozku (kůře, thalamu, hippocampu a ve velké hustotě také v hypothalamu), ve velkém množství v savčí placentě, dále v tkáních trávicí soustavy (v žaludku, dvanáctníku a slinivce břišní), v srdci, imunitních buňkách, kůži a nadledvinách. Nebyl však nalezen v melanocytech (Gantz et al. 1993a; Roselli-Rehfuss et al. 1993; Dhillo et al. 2003; Ducrest et al. 2008). U kura domácího lokalizace MC3R neodpovídá savčí, jelikož nebyl nalezen v mozku, pouze v nadledvinách. Jeho přítomnost v nervové soustavě ale nelze úplně vyloučit, může se totiž nacházet pouze v limitovaných oblastech mozku (Takeuchi a Takahashi 1999). Je nejméně selektivním z melanokortinových receptorů, protože má podobnou afinitu ke všem čtyřem přirozeným melanokortinům. Tím, že reaguje na β -MSH a γ -MSH stejným způsobem jako na α -MSH a ACTH, se zásadně liší od MC1R (Gantz et al. 1993a).

U savců podobně jako MC4R hraje i tento receptor úlohu v energetické homeostázi. Myši s genovým „knockoutem“ pro MC3R vykazují metabolické dysfunkce. Důsledkem je zvýšený objem tuku a snížený výdej energie (u samců), nikoli však zvýšený příjem potravy a výrazný nárůst objemu (Butler et al. 2000).

4.1.4. MC4R

MC4R se podobně jako MC3R vyskytuje primárně v centrální nervové soustavě a lze ho nalézt na mnohých místech v téměř všech částech mozku, například v mozkové kůře, thalamu, hypothalamu, mozkovém kmeni i v páteřní míše, kromě toho byl u krys nalezen i v nadledvinách (Gantz et al. 1993b, Dhillo et al. 2003). Svoji stavbou se nejvíce podobá předchozímu MC3R receptoru. MC4R vykazuje cAMP reakce na α -MSH i ACTH, podobně jako MC1R, liší se však tím, že stejně silnou reakci u něj vyvolá i β -MSH (Gantz et al. 1993b).

U kura domácího byl homolog tohoto receptoru nalezen v nadledvinách, varlatech, vaječnících, slezině, tukové tkáni a stejně jako u savců v mozku. Menší množství se nachází také v ledvinách a svalstvu (Takeuchi a Takahashi 1998).

Výzkumy ukázaly, že MC4 receptor ovlivňuje příjem potravy. Na pokusných myších bylo prokázáno, že nepřítomnost MC4 receptoru způsobuje obezitu podobnou agouti syndromu, spojenou s hyperphagií, hyperinsulinemií a hyperglycemií. To naznačuje, že MC4R ligandy mají inhibiční účinky v energetickém metabolismu. Injekční podání antagonisty tohoto receptoru navíc způsobilo signifikantní nárůst příjmu potravy (Huszar et al. 1997). Toto bylo prokázáno nejen u savců, ale i u ptáků, zastoupených hrdličkou chechtavou (*Streptopelia risoria*). Stejným způsobem u ní fungoval MC4R antagonist HS014 a AGRP. Jiný antagonist, (agouti mimetik) SHU9119, měl však překvapivě opačné účinky, a sice příjem potravy inhiboval (Strader et al. 2003), na rozdíl od účinku, který měl na laboratorní hlodavce (Lu et al. 1994). I u kuřat α -MSH způsobuje snížený příjem potravy a tento efekt je zmírňován i účinkem AGRP (Tachibana et al. 2001).

Agouti je dalším antagonistou MC4R (Lu et al. 1994). Abnormální antagonismus se také zdá být primární příčinou agouti syndromu obezity (Huszar et al. 1997). Díky tomu je možné zablokováním MC4R odbourat stresem zapříčiněnou anorexii (Vergoni et al. 1999) a jeho stimulací naopak anorexii navodit (Schiöth et al. 2003).

4.1.5. MC5R

Posledním objeveným receptorem byl MC5R, pro nějž je typická distribuce ve velkém množství tkání. Ve významném počtu byl nalezen v kosterním svalstvu a v kůži, méně se projevuje ve slezině, v brzlíku a v kostním morku, v malých množstvích byl objeven také v nadledvinách a mozku (kůře a mozečku, nikoli však ve striatu a hypothalamu; Gantz et al. 1994, Labbé et al. 1994). Ptačí homolog MC5R se přitom vyskytuje ve větším množství v játrech, vaječnících, nadledvinách a tukové tkáni, středním množství v ledvinách, mozku a varlatech, a ve velmi malém množství také v kostrční žláze (*glandula uropygialis*). Na rozdíl od savců nebyla u ptáků jeho přítomnost zjištěna ve slinivce a kosterním svalstvu (Takeuchi a Takahashi 1998).

Tento receptor je unikátní tím, že z hlediska produkce cAMP v lidských buňkách je v jeho stimulaci účinnější α -MSH než ACTH. U ostatních melanokortinových receptorů se α -MSH a ACTH zdají být stejně účinné. Účinnost β -MSH je přitom o jeden a γ -MSH o tři řády nižší než hodnota naměřená pro α -MSH (Gantz et al. 1994, Labbé et al. 1994).

Při testování myší s genovým „knockoutem“ pro MC5 receptor byl zjištěn jeho vliv na agresivitu. Jedinci postrádající tento receptor se projevovali méně agresivně a zvýšila se u nich četnost defenzivního chování ve srovnání s myši s původním, divokým genomem. Moč myší bez MC5R vyvolávala agresivní chování u normálních jedinců. Z výzkumu vyplývá, že nepřítomnost tohoto receptoru mění některé aspekty feromonové signalizace (Morgan et al. 2004).

4.2. Melanokortiny

Kromě interakcí melanokortinů s konkrétními melanokortinovými receptory může být fenotyp ovlivněn také přímo melanokortiny. Příkladem jsou pokusy s účelem zjistit, jak je chování laboratorních hlodavců ovlivňováno infuzí α -MSH (melanin-stimulating hormone) a MCH (melanin-concentrating hormone) do dvou částí hypothalamu – *nucleus ventromedialis hypothalami* (VMN) a *area preoptica medialis* (MPOA), což zkoumali Gonzales et al. (1996). Pokusy ukázaly, že α -MSH ve VMN způsobil zvýšenou agresivitu, v MPOA zase zapříčinil úbytek exploračního chování a nárůst úzkostného chování a strachu, což znamená, že může hrát roli v odpovědi organismu na stres. V obou oblastech podpořil sexuální aktivitu, stejně jako MCH. Kromě toho injekce MCH do MPOA vyvolala úzkostné chování. MCH se navíc ukázal být funkčním antagonistou α -MSH (Gonzales et al. 1996).

Melanokortiny podporují také plodnost, motivaci k sexuálnímu chování a sexuální výkon samců. Tento efekt mají částečně na svědomí ACTH, který vazbou na MC2R zvýší produkci steroidů v nadledvinách, a všechny typy melanin stimulujícího hormonu po navázání na MC4R (Shadiack et al. 2007).

Zdá se tak, že tmavší, eumelaničtí obratlovci jsou sexuálně aktivnější než světleji zbarvení jedinci stejného druhu. MSH peptidy se ukazují jako účinné ve stimulaci sexuálního chování, především erekce a ejakulace včetně sexuálního chování samic, jak ukázala studie na krysách (Thody et al. 1981). Tmavší samci také mohou mít více testosteronu, jak naznačují na několika druzích obratlovců (Ducrest et al. 2008). To může ovlivňovat reprodukční úspěšnost samců a jejich celkovou fitness. U ptáků bylo prokázáno, že u samců lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*) s větším eumelaninovým ornamentem rostla atraktivita a produkce potomků (Thusius et al. 2001). Atraktivnější a častěji polygamní jsou i samci s velkou černou maskou moudivláčka lužního (*Remiz pendulinus*) (Kingma et al. 2008).

4.3. Vztahy mezi úrovní melaninového zbarvení a odpovědí na stres

Jedním typem chování, které je ovlivňováno množstvím melaninu, je odpověď na stres. Mezi hlavní regulátory této odpovědi patří hypotalamo-hypofyzární osa (HPA – „hypothalamo-pituitary-adrenal axis“). HPA osa je řízena kortikoliberinem (neboli CRH – „corticotropin-releasing hormone“), pocházejícím z hypothalamu. Jak jeho název napovídá, kortikoliberin vyvolá sekreci kortikotropního hormonu (ACTH) z hypofýzy. ACTH po navázání na MC2R v nadledvinách podpoří vyloučení glukokortikoidů. Glukokortikoidy (u ptáků především kortikosteron) se váží na své receptory umístěné různě po těle a ovlivňují některé tělesné funkce, například regulaci energetického metabolismu (Almasi et al. 2008). Navázáním na receptory v mozku glukokortikoidy také zastaví další

sekreci CRH a ACTH, čímž zablokují i celou kaskádu na úrovni HPA. Dochází tedy k negativní zpětné vazbě (Pariante 2003, Ducrest et al. 2008).

Rovněž α -MSH díky svému působení na mnoha místech má schopnost regulovat dlouhodobé behaviorální adaptivní odpovědi na stres. Při vazbě na MC4R zvyšuje α -MSH resistenci ke stresorům. „Agouti-signalling“ protein (ASIP) má efekt opačný (Racca et al. 2005). Z toho důvodu by tmavší jedinci s větším množstvím eumelaninu (a zároveň α -MSH) měli vykazovat menší citlivost ke stresu (Ducrest et al. 2008). Vztah úrovně melanizace a behaviorálních projevů bude konkrétněji popsán v následujících kapitolách.

5. Behaviorální syndromy

Ve zvířecí říši se jedinci, zejména obratlovci, často chovají způsobem, kterým se odlišují od ostatních jedinců svého druhu stejného pohlaví a věkové kategorie. Když se tyto rozdíly příliš nemění v čase, lze je považovat za znaky personality (Gosling 1998) nebo behaviorální styl daného jedince (Lowe a Bradshaw 2001).

Behaviorální syndromy lze definovat jako soubor chování korelovaného napříč situacemi. Tyto soubory korelovaného chování se často projevují v širokém spektru různých situací. Behaviorálním syndromem projevujícím se v rámci jednoho behaviorálního kontextu může být korelovaný způsob hledání potravy v různých biotopech. V rámci různých kontextů zase může existovat korelace mezi potravním, antipredačním, agresivním, sexuálním či disperzním chováním (Sih et al. 2004a; 2004b). Rozdílné chování ovlivňuje také některé životní strategie a vlastnosti, například dominanci, kvalitu teritoria, schopnost reprodukce, přežívání či fyziologické odpovědi na stres (Réale et al. 2007).

Příkladem může být syndrom agresivity objevený u mnohých druhů zvířat, kdy se konkrétní jedinec chová v různých situacích agresivněji než jiné individuum stejného druhu ve stejné situaci a navíc se v různých situacích chová vždy agresivnějším způsobem (Riechert a Hedrick 1993). Nejde však jen o agresi. Zvířata mohou být odvážná, sexuálně či celkově aktivnější, zvědavější a hrnoucí se do prozkoumávání okolí nebo naopak plachá a vystresovanější než jiná (Sih et al. 2004a; 2004b).

Základní a důležitou myšlenkou behaviorálních syndromů je vytvářejí „trade-offs“. To znamená, že přítomnost behaviorálního syndromu (např. již zmíněného syndromu agresivity) je v některých situacích výhodná (např. při střetu samce se sokem v boji o teritorium či o samice), v jiných však může být na obtíž (při rodičovském chování apod.). Daný behaviorální syndrom tak bude v některých situacích zamezovat tomu, aby se jedinec choval způsobem, který je zrovna optimální. Tímto snižuje behaviorální plasticitu, což vede k existenci různých typů personality u zvířat. Behaviorální syndromy také mohou vysvětlit typy chování, které se v dané situaci na první pohled jeví pro jedince jako nevýhodné. Je velmi pravděpodobné, že výše popsané principy mohou stát za udržováním variability v chování a v behaviorálních typech či personalitách jedinců v různorodém prostředí (Sih et al. 2004a; 2004b).

5.1. Personalita, temperament a „coping styles“

Co je vlastně personalita? Většina prací zabývajících se výzkumem personality byla provedena na lidech a slovo personalita bývá také používáno především ve vztahu k lidem. Obecně se za osobnost považuje jakýsi soubor psychologických vlastností, ať už jde o temperament, charakter,

inteligenci, dispozice a talent, cíle, postoje, stavy psychiky a těla, nálady a historii jedince (Angleitner et al. 1990; Gosling 2001). Vlastnostmi personality jsou také nazývány behaviorální znaky konzistentní v čase a různých kontextech (Ariyomo et al. 2013). Možných definic je několik, personalita ovšem bývá většinou definována široce, a tak nejsou ostré hranice mezi tím, co je považováno za personalitu a co za temperament nebo behaviorální syndromy, případně „coping styles“. Tři poslední termíny jsou běžnější při popisu chování zvířat. Obecně je pro všechny tyto jevy důležité, že jde o způsob chování, který přetrvává v čase a různých situacích. Podstatné je také to, že různé typy chování umožňují získání kontroly nad okolním prostředím, což výrazně přispívá k udržování optimální fitness daného jedince (Gosling 1998; Réale et al. 2007; Koolhaas 2008).

Nejodlišněji od personality, temperamentu a behaviorálních syndromů je definován „coping style“, čili způsob, kterým jsou zvířata schopna reagovat a vypořádat se situacemi vyvolávajícími fyziologické reakce na stres. Volně by se dalo přeložit jako „způsoby zvládání stresových situací“. „Coping style“ je ucelený, často pevně definovaný set behaviorálních a psychologických reakcí na stres, který je konzistentní v čase, a je charakteristický pro určitou skupinu jedinců. Přestože způsobů, jak se vyhnout stresovým situacím, je v životě jedince více, rozlišujeme mezi dvěma základními typy „coping styles“ - proaktivním a reaktivním. Tyto strategie hrají roli v populační ekologii druhů (Wechsler 1995; Koolhaas et al. 1999), protože ovlivňují chování jedince při mnohých činnostech, včetně shánění potravy a sexuálního partnera či přežívání a mají tedy vliv také na jeho fitness (Ariyomo et al. 2013). Právě situace, kdy je ohrožena fitness jedince, mohly být z evolučního hlediska jednou z příčin vzniku „coping styles“ (Wechsler 1995).

Temperament je definován jako rozdíly v chování jedinců, které jsou opakované v čase a v různých situacích. Tento termín v sobě zahrnuje několik vlastností chování, jako jsou agresivita, vyhýbání se novým podnětům, ochota riskovat, ochota prozkoumávat neznámá místa a socialita (Réale et al. 2007). V tomto smyslu se temperament vlastně neliší od behaviorálních syndromů.

Z pohledu evoluce a ekologie živočichů nebylo temperamentu či behaviorálním syndromům věnováno mnoho pozornosti, i přes to, že stále přibývají důkazy, že tyto vlastnosti ovlivňují důležité ekologické procesy, jako je rozšiřování nik, disperzní chování a sociální organizace (Réale et al. 2007).

5.2. Signální ornamenty („badges of status“)

Podle hypotézy signalizace sociálního statusu (Rohwer 1975) se u některých druhů ptáků mohly vytvořit určité znaky (často jen ve formě zbarvení peří nebo jiných částí těla) signalizující soupeři stejného druhu status daného jedince – sociální postavení či schopnost zvítězit v souboji danou agresivitou jedince. Přestože zbarvení jako znak sám o sobě nemá žádný vliv na výsledek souboje a jeho význam je pouze přenesený, mohou se díky takovému signálu oba soupeři zcela vyhnout

fyzickému souboji, případnému zranění a zbytečné ztrátě energie (Rohwer 1975; 1977). K soubojům dochází pouze mezi jedinci s podobnou agresivitou (Maynard-Smith a Harper 1988). Tento systém je výhodný zejména u druhů žijících v hejnech, i když třeba jen po část roku. V zimě, kdy někteří ptáci tvoří větší hejna, která jsou otevřena nově příchozím, nemusí nový jedinec se všemi porovnávat své síly ve fyzických střetech, protože svůj status jasně vyjadřuje zbarvením. Tyto druhy mají v zimě šat velmi variabilní, neboť v hejnech je mnoho úrovní sociálního postavení (Rohwer 1975). Tato teorie byla prokázána na příkladu čížků obecných (*Carduelis spinus*). Ptáci byli schopni zjistit dominanci dalších jedinců i bez fyzického střetu, a pokud měli na výběr, vyhýbali se jedincům s velkou melaninovou skvrnou na hrdle a raději se přidali k hejnu méně dominantních jedinců (tj. s menší skvrnou; Senar a Camerino 1998). Druhy, které mají v zimě šat bez velké variability mezi jedinci, jsou převážně ty, které jsou v zimě teritoriální a netvoří hejna, kde by bylo důležité neustále signalizovat svůj sociální status. Pro ně existují pouze dvě důležité sociální úrovně, a sice vlastník či nevlastník teritoria (Rohwer 1975). Přestože komparativní studie zabývající se touto kazalitou téměř neexistují, v práci sledující vztah melaninového zbarvení a zimní teritoriality provedené na mladých samcích lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*), byla pozorována pozitivní korelace mezi kvalitou zimního teritoria a melaninovým zbarvením (Germain et al. 2010).

Jak již bylo zmíněno výše, signální ornamenty nezřídka mívají charakter melaninového ornamentu na peří. Může se jednat o nápadný znak jako je velká skvrna nebo ornament složený z menších skvrn vytvářející výrazné zbarvení, například pruhování, žíhání atd. Podle jedné z hypotéz jsou tyto signály nenákladné na produkci a nesignalizují tedy sociální status a kondici samy o sobě. Takové znaky pak mohou být dávány na odiv jako falešné u jedinců v horší kondici tak, aby signální ornament signalizoval lepší postavení, než odpovídá skutečnosti. Je-li jedinec s falešným znakem odhalen (když je jeho ornament větší než odpovídá jeho agresivitě či schopnosti zvítězit), je potrestán jedincem dominantním, jak bylo možné pozorovat při pokusech s manipulací velikosti daného ornamentu u strnadce černohrdlého (*Zonotrichia querula*) (Rohwer 1977; Maynard-Smith a Harper 1988). Přestože manipulační experimenty byly provedeny na několika druzích ptáků (příklady níže), výsledky jednotlivých pokusů si často odporují, a tak není zcela jasné, podle jakých mechanismů percepce těchto signálů sociálního postavení funguje (Senar 1999).

5.3. Vliv testosteronu a kortikosteronu

Jinou teorií vysvětlující vznik melaninových signálních ornamentů se později stala hypotéza imunokompetenčního handicapu (Folstad a Karter 1992), podle které je vznik ornamentů závislý na množství testosteronu. Testosteron totiž vytváří fyziologický „trade-off“, protože zároveň oslabuje imunitu a zvyšuje tak pravděpodobnost nákazy parazity. Proto si expresi melaninových ornamentů

mohou dovolit jen jedinci v dobré kondici, kteří jsou pak preferováni samicemi (Hamilton a Zuk 1982; Folstad a Karter 1992; Wedekind a Folstad 1994). Souvislost mezi melaninovým ornamentem a testosteronem byla nalezena např. i u samic perepela šupinkového (*Turnix suscitator*), typicky polyandrického druhu s převrácenými sexuálními rolemi (Muck a Goymann 2011). Nošení na produkci tak nákladných znaků by proto mělo být signálem, který není možné zfalšovat (Folstad a Karter 1992) a který splňuje definici handicapu (Zahavi 1975).

Do určité míry v rozporu s touto teorií jsou pokusy popsáné v práci Evans et al. (2000), kde se u samců vrabce domácího (*Passer domesticus*) sice potvrdil předpoklad, že množství testosteronu je pozitivně korelované s velikostí melaninové skvrny na hrdle, přišlo se ale také na to, že testosteron přímo neinhibuje imunitu. S jeho umělým přidáním byl zjištěn nárůst hladiny stresového hormonu, kortikosteronu, který teprve fungoval jako imunosupresor. Jelikož testosteron sám o sobě naopak zvyšuje produkci imunoglobulinů, jeho imunosupresivní účinky jsou tedy velmi pravděpodobně nepřímé, přes imunosupresivní působení kortikosteronu. Nárůst hladiny kortikosteronu po umělém přidání testosteronu byl zaznamenán např. u strnadce zimního (*Junco hyemalis*) (Ketterson et al. 1996; Schoech et al. 1999). Na druhou stranu, větší množství testosteronu by pak mohlo vést k podpoření imunokompetence díky získané dominanci a tím lepšímu přístupu ke zdrojům (Evans et al. 2000).

Zdá se, že dlouhodobě vysoká hladina testosteronu by mohla stimulovat HPA osu k vyšší senzitivě ke stresorům a/nebo zvýšené schopnosti sekrece. Dlouhodobé účinky testosteronu, potažmo kortikosteronu, také budou mít negativní vliv na zdraví jedince a mohou vést ke zhoršené schopnosti přežívání (Ketterson et al. 1996; Schoech et al. 1999). Zvýšená hladina kortikosteronu u samců sovy pálené (*Tyto alba*) v hnízdní sezóně snížila nalétanou vzdálenost a teritorium samců. Samci také častěji odpočívali namísto investování energie do krmení mláďat, což se projevovalo výrazněji u samců s menšími eumelaninovými skvrnami. Podobně samice s většími eumelaninovými skvrnami své chování příliš nezměnily, zatímco samice s menšími skvrnami častěji odpočívaly na úkor péče o mláďata (Almasi et al. 2008; 2013). Odolnější stresu jsou i mláďata sov pálených s většími skvrnami (Almasi et al. 2010).

Mezi další behaviorální vlastnosti ovlivněné vyšším množstvím testosteronu u samců, které tak mohou souviset s melaninovým zbarvením, patří častější zpěvná aktivita a celkově zvýšená aktivita na úkor péče o peří a doby spánku, snížená péče o potomstvo a tím nižší přežívání jejich mláďat, zabírání větších domovských okrsků, delší doba teritoriálního chování a větší atraktivita pro samice, což dokládají pokusy na několika druzích pěvců (Silverin 1980; Hegner a Wingfield 1987; Ketterson et al. 1992; Chandler et al. 1994; Ketterson et al. 1996; Schoech et al. 1999).

5.4. Jednotlivé typy behaviorálních syndromů korelující s melaninovým zbarvením u ptáků

Behaviorální syndromy lze rozdělit do různých typů chování, které jedinci nebo populace vykazují. Mnohé z nich mohou být korelovány s množstvím přítomného melaninu na základě souvislostí popsaných v kapitole o pleiotropii melanokortinového systému.

V následujícím textu se budu zabývat pěti vybranými kategoriemi behaviorálních syndromů, u nichž byla u ptáků prokázána korelace s melaninovým zbarvením.

5.4.1. Agresivita („aggressiveness“)

Agresivní chování je předmětem mnoha behaviorálních studií. Často bylo interpretováno jako důsledek motivace pro agresivitu. Druhým vysvětlením, které se objevuje v některých ranějších studiích, je, že agresivní chování je aktivní způsob vypořádávání se se (stresovými) situacemi navozenými přirozeným prostředím. Stresové situace, v souvislosti s agresivitou především sociálního rázu, ať už jsou skutečné nebo pouze tak vnímané, lze totiž považovat za pouhé nerovnosti v homeostatickém stavu a agresivitu jako prostředek jak homeostáze opět dosáhnout získáním kontroly nad sociálním prostředím (Koolhaas et al. 1997).

Jedním z modelových druhů testovaných pro variabilitu zbarvení související s dominancí a agresivitou je strnavec černohrdlý (*Zonotrichia querula*). Tento druh má velmi variabilní černé zbarvení na hrdle, hrudi, případně i na temeni, které lze považovat za signální ornament. Jedinci s větším množstvím černého peří jsou díky vyšší agresivitě dominantnější, a to téměř bez výjimek. Obývají také lepší biotopy, tj. s větším množstvím a lepší dostupností potravy. Podle tohoto znaku jsou v průměru dominantní staří samci, po nich staré samice, následují mladí samci a nejnižší postavené jsou mladé samice. Při experimentální manipulaci se zbarvením, a tedy zvýšením sociálního statusu podřadnějším jedincům, byli tito ptáci napadáni dominantními mnohem častěji (v průměru 3,62 krát), zřejmě jako potrestání za podvod. Někteří z manipulovaných ptáků se následně stáhli na okraj hejna a interagovali s ostatními ptáky méně. 8 z 9 obarvených ptáků ztratilo část své fitness. Několik ptáků mělo naopak hrdlo a hrud' odbarveno, což je donutilo pouštět se častěji do fyzických soubojů, aby obhájili svůj skutečný status a výrazně se zvýšila jejich agresivita (Rohwer 1977).

Dalším často testovaným druhem je vrabec domácí (*Passer domesticus*). Samci (na rozdíl od samic) tohoto druhu mají přímo pod zobákem nápadnou černou skvrnu táhnoucí se až na hrud', která má funkci signálního ornamentu. Dominance samce je signifikantně pozitivně korelována s velikostí této skvrny, nezávisí přitom na tělesné velikosti (Maynard-Smith a Harper 1988; Gonzalez et al.

2002). Starší samci mají obecně větší a výraznější ornamenty, přestože je mezi věkovými skupinami značný překryv (Nakagawa et al. 2007). Před experimentem i zde platilo, že samci s větším ornamentem vyhrávali více soubojů. Níže postavení samci, kterým byla skvrna experimentálně zvětšena, začali vyhrávat častěji, ale neúčastnili se většího množství soubojů než před experimentem, což nepodporuje teorii, že ptáci s falešným signálem jsou trestáni dalšími členy hejna. Zdá se, že tento znak slouží jako signální ornament i v malých a stabilních hejnech, kde jedinci často soupeří o přístup k potravě nebo k dalším zdrojům. Při této manipulaci nebyl zjištěn signifikantní nárůst hladiny stresového hormonu, kortikosteronu, takže na vrabce s falešným (manipulovaným) ornamentem samotná manipulace neměla žádný fyziologický dopad. Bylo také pozorováno, že samci s menší skvrnou byli častěji iniciátory soubojů, pravděpodobně z důvodů, že se chtěli probít k potravě, kterou si monopolizovali dominantní jedinci s velkou skvrnou (Gonzalez et al. 2002). Přes veškeré tyto poznatky týkající se vztahu mezi úrovní melanizace a agrese, se ukazuje, že tento vztah nemá velký vliv na fitness, která byla podobná u dominantních i podřízených samců (Nakagawa et al. 2007). Kromě této skvrny používají vrabci domácí k signalizaci i další části zbarvení. Příkladem může být světlý proužek na křídelních krovkách, který vystavují na odív soupeři při některých střetech. Funguje nezávisle na melaninové skvrně na bradě, nemá vliv na signalizaci bojových schopností, ale je signifikantně korelován se schopností obrany (Bókony et al. 2006), a tedy se také podílí na signalizaci v agonistickém chování.

U sýkory koňadry (*Parus major*) byla nalezena pozitivní závislost mezi velikostí černého pruhu na hrudi a schopností bránit hnízdo. Samci s větším pruhem měli díky své vyšší agresivitě také dominantnější postavení (Quesada a Senar 2007).

Podobné souvislosti mezi agresivitou či dominancí a melaninovým zbarvením, byly prokázány i u čížka lesního (*Carduelis spinus*) (Senar et al. 1993; 2000) a poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) (van den Brink et al. 2012b).

5.4.2. Zvládání stresu („coping styles“/„proactive-reactive syndrome“)

Výše jsem se zmiňovala o HPA ose a stručně popsala mechanismy, kterými je ovlivněno zvládání stresových situací u jedinců s různou úrovní melanizace. Díky přítomnosti α -MSH je produkován eumelanin a zároveň přes tuto osu modulována odpověď na stres. Očekávaným důsledkem je vyšší odolnost vůči stresu u tmavších, eumelanických jedinců (Almasi et al. 2010).

Odpovídající výsledky byly nalezeny u sovy pálené (*Tyto alba*) (Almasi et al. 2008) a poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) (van den Brink et al. 2012b). V případě strnadce černohrdlého (*Zonotrichia querula*) byla potvrzena negativní závislost mezi množstvím kortikosteronu a dominancí jedince (Rohwer a Wingfield 1981).

Agresivní i neagresivní jedinci se chovají podle určitého schématu. Tyto dva styly mohou reprezentovat dva základní typy „coping styles“. Úspěšné vyřešení situace („coping“) může být získání kontroly nad ní. Dva hlavní způsoby, kterými lze situaci vyřešit, bývaly označovány jako pasivní a aktivní, nyní je však běžnější hovořit o nich jako o proaktivním („proactive“) a reaktivním („reactive“) typu. Jedním ze základních rozdílů mezi agresivním a neagresivním jedincem je míra, do které je chování stimulováno prostředím. Agresivní jedinci mají spíše zaběhnuté nějaké stereotypní chování (rutiny), očekávají situaci a proaktivně se snaží předejít problému či ho zmanipulovat, zatímco málo agresivní pasivně přijímají nebo reagují na podněty z prostředí (Koolhaas et al. 1997; Koolhaas 2008). Ti, kteří se chovají aktivněji, mají aktivní „coping“ strategii, která se projevuje větší aktivitou jak v chování, tak ve fyziologii (například vysokým krevním tlakem; Ely 1981; Fokkema et al. 1995). Proaktivní jedinci mají navíc vyšší aktivitu sympatiku při setkání se stresem, zatímco u zvířat s reaktivním stylem se obvykle projevuje vyšší aktivita HPA osy (Koolhaas 2008).

Byly provedeny pokusy s cílem zjistit, jakým způsobem reagují na stres dominantní a submisivní jedinci s různou velikostí melaninového ornamentu. U čížka lesního (*Carduelis spinus*) byla nalezena korelace mezi velikostí melaninové skvrny na hrdle a rychlostí metabolismu, která se zvyšuje při stresu. Eumelaninová skvrna pod zobákem slouží u tohoto pěvce jako signální ornament. Jedinci s menší skvrnou měli vyšší rychlost metabolismu za světla (tato korelace nefungovala za tmy), což lze vysvětlit tím, že jsou pod větším stresem kvůli nevýhodám spojeným se svým podřadným postavením (například kvůli horší dostupnosti potravy a dalších zdrojů, které jsou uzurpovány dominantními ptáky; Senar et al. 2000).

Jiný typ studie se sovami pálenými (*Tyto alba*) zase ukazuje, že mláďata s větším rozsahem eumelaninového zbarvení při stresu uvolňují méně kortikosteronu a rychleji ho odbourávají. Obě vlastnosti jsou děděny po matce (Almasi et al. 2010). Na umělé zvýšení hladiny kortikosteronu také reagují více jedinci s menšími skvrnami, což platí pro dospělé samce i samice (Almasi et al. 2008; 2013).

5.4.3. Antipredační chování („anti-predator behaviour“)

Koevoluční závod mezi predátory a kořistí vedl ke vzniku různých loveckých a antipredačních strategií. Jednotlivé strategie se objevují i současně v jedné populaci a navenek mohou být signalizovány morfologickými znaky či zbarvením. I zde existuje souvislost mezi antipredačním chováním a melaninovým zbarvením (van den Brink et al. 2011).

Vztah mezi odpovědí na stres a agresí vůči predátorovi byl potvrzen ve studii zabývající se poštolkou obecnou (*Falco tinnunculus*) (van den Brink et al. 2012b).

Testované poštolky i sovy pálené (*Tyto alba*) s větším rozsahem melaninového zbarvení vydržely při manipulaci déle ležet na zádech a předstírat smrt a jejich dechová frekvence byla klidnější. Na rozdíl od sov byly poštolky s větším eumelaninovým pruhem na ocase agresivnější a více rozrušené (van den Brink et al. 2011; 2012b).

5.4.4. Explorační a vyhýbavé chování („exploration-avoidance behaviour“)

Behaviorálním syndromem může být u ptáků ochota prozkoumávat nové, neznámé podněty a místa. Tyto styly přístupu k novým věcem se spíše než za dvě různé vlastnosti dají pokládat za dva extrémní póly vlastnosti jediné, kde jsou někteří jedinci odvážnější než jiní a naopak (Réale et al. 2007).

U sýkor koňader (*Parus major*) chovaných v zajetí byly objeveny dva typy strategií prozkoumávání: „slow“ a „fast“ (Verbeek et al. 1996). „Rychlí“ jedinci jsou obecně agresivnější, jsou iniciátory více soubojů a větší množství jich také vyhrávají, neznámých objektů se příliš nebojí a dříve se k nim přibližují, aby je prozkoumali. Déle se drží stereotypů, které si vytvářejí, a průzkum nového prostředí má u nich charakter rychlého oblétování jednotlivých míst, aniž by se u některého z nich příliš zdržovali. Když se naučí nějaký systém hledání potravy, jsou méně flexibilní, třeba v případě změny jejího umístění. Oproti tomu „pomalí“ jedinci zřídka začínají souboje, trvá jim déle, než se přiblíží k neznámému objektu, nevytvářejí si žádná rutinní schémata a trasy, déle prozkoumávají určitý prostor a na jednotlivých místech tráví více času. Rychleji se přizpůsobují změnám. Samozřejmě existuje variabilita mezi jedinci, a tak si toto schéma lze představit jako kontinuum od důkladných, ale pomalých průzkumníků, k těm, co prozkoumávají rychle, ale povrchně či jen zběžně (Verbeek et al. 1994; 1996; Marchetti a Drent 2000). Toto schéma bylo potvrzeno i při pokusu s nově nabídnutou aposematickou kořistí v podobě ruměnic pospolných (*Pyrrhocoris apterus*). Sýkory s pomalou explorační strategií se přibližovaly k hmyzu rozvážněji a déle se odhodlávaly k útoku, byly opatrnější a dříve se naučily ruměnicím vyhýbat (Exnerová et al. 2010). Na množství iniciovaných soubojů ani explorační strategii však neměla vliv velikost melaninového pruhu na hrudi (Verbeek et al. 1996).

Oproti tomu se vztah mezi melaninovým zbarvením a exploračním chováním prokázal u čížka lesního (*Carduelis spinus*). Ptáci s větší melaninovou skvrnou na hrdle potřebovali méně času, než se odhodlali prozkoumat nová místa. Jiné znaky jako velikost, pohlaví nebo věk nehrály roli (Mateos-Gonzalez a Senar 2012).

5.4.5. Rodičovská péče („parental care“)

Další vlastností jedinců související s osobitostí je, jakým způsobem a jak dobře pečují o svá mláďata. I tyto vlastnosti mohou být signalizovány nějakým ornamentem, který může naznačit

potenciálnímu partnerovi kvalitu daného jedince nebo jak moc bude investovat do rodičovské péče. Pro druhy s biparentální péčí o potomstvo byly formulovány dvě hypotézy, vysvětlující souvislost mezi jejich atraktivitou a reprodukčním úspěchem. Podle „differential-access“ hypotézy by atraktivní jedinci měli mít lepší přístup ke kvalitním partnerům a díky své žádanosti si mohou více vybírat – například kvalitnější a energičtější partnery, kteří se dožijí vyššího věku. Naproti tomu podle „differential-allocation“ hypotézy by mělo platit, že čím je jedinec atraktivnější a kvalitnější, tím bude u opačného pohlaví žádanější i za cenu, že většinu rodičovské péče obstará méně atraktivní z partnerů, který si tím může výrazně zkrátit životnost. Atraktivní partner díky tomu může žít déle a mít více mláďat (Burley 1986). Tato teorie se v některých aspektech shoduje s hypotézou o sexy synech (Weatherhead a Robertson 1979). „Differential-access“ i „differential-allocation“ hypotézy byly testovány na zebříčkách pestrých (*Taeniopygia guttata*) a zdá se, že pozorované výsledky mohou být vysvětleny pouze současným výskytem obou strategií (Burley 1986).

V jiných studiích, které byly zaměřeny na zjištění vztahu mezi melaninovým zbarvením a rodičovským chováním, nikoli na potvrzení výše zmíněných hypotéz, vyšlo najevo, že „differential-allocation“ hypotéza může být platná jen pro některé druhy, zatímco výsledky studií prováděné na jiných druzích jí odporují.

U sovy pálené (*Tyto alba*) byla prokázána souvislost mezi velikostí eumelaninových skvrn na hrudi a investováním do rodičovské péče. Samci s většími skvrnami se obecně starali méně než ti s menšími. Při umělém zvýšení hladiny kortikosteronu se o mláďata starali méně, přičemž větší účinek tohoto hormonu byl pozorován u samců s menšími skvrnami (Almasi et al. 2008).

Naopak u vrabce domácího (*Passer domesticus*) se předpokládá, že velikost melaninové hrdelní skvrny bude negativně korelována s rodičovským úsilím vynaloženým samcem, nepotvrdil. Signifikantní roli v rodičovském úsilí hrál pouze věk obou rodičů a kondice samice (Nakagawa et al. 2007).

Mimo to bych chtěla zmínit studii, která vztah mezi melaninem a rodičovskou péčí popisovala z jiného hlediska. U druhů s barevným polymorfismem mohou být nalezeny různé strategie investování do rozmnožování. Tak je tomu u puštíka obecného (*Strix aluco*), který je polymorfní v melaninovém zbarvení sahajícím od šedého až k červenohnědému pheomelaninovému. U samic byla nalezena souvislost mezi zbarvením a hnízdní strategií. Při několikaletém studiu švýcarské populace vyšlo najevo, že páry s červenohnědými samicemi hnízdí častěji, zatímco šedší samice mívají větší, kvalitnější mláďata. Pravděpodobnost přežívání obou morf se přitom neliší (Roulin et al. 2003).

5.5. Korelace behaviorálních syndromů

Jak už bylo na některých místech naznačeno, kategorie behaviorálních syndromů či vlastností personality nejsou striktně odděleny, ale často spolu souvisí. Když byl u některého druhu prokázán vliv melaninu na jednu z behaviorálních vlastností, je pravděpodobné, že bude mít vliv i na vlastnosti související. V tomto ohledu bylo provedeno několik studií na jednom druhu pěvce, sýkoře koňadře (*Parus major*), které prokázaly korelace mezi mnohými behaviorálními vlastnostmi a naznačují, že je nutné tyto korelace v případě jejich posuzování ve vztahu s melaninovým zbarvením brát v potaz.

Jak bylo naznačeno, u sýkory koňadry se prokázalo, že strategie exploračního chování jsou často korelovány s agresivitou, a tím i dominancí. „Fast“ strategie také zřejmě odpovídá aktivnímu typ řešení stresových situací („coping style“). Takoví ptáci výrazněji reagují na stress způsobený manipulací („handling stress“), zatímco „slow“ jedinci vykazují pasivní strategii a na manipulační stress reagují méně (Verbeek et al. 1996; Fučíková et al. 2009). Obecně lze říci, že ptáci se „slow“ strategií riskují méně (van Oers et al. 2003). Ochota riskovat se přitom snižuje s očekávanou vyšší budoucí fitness. Jedinci s uměle sníženou očekávanou fitness přejímají „fast“ strategii exploračního chování a naopak (Nicolaus et al. 2012). Odvážnější jedinci jsou podle všeho také odolnější stresu, zatímco plašší ptáci mají při stresu zvýšenou tělesnou teplotu a dechovou frekvenci (Carere a van Oers 2004). Explorační chování je korelované i s hnízdní úspěšností – souvisí s množstvím, velikostí a kondicí mláďat. Bylo prokázáno, že úspěšnější a produkující větší mláďata byly samice s pomalým stylem exploračního chování. Mláďata s nejlepší kondicí se pak vyskytovala u párů s extrémními strategiemi, kdy se strategie rodičů nacházely na opačných koncích „slow-fast“ kontinua (Both et al. 2005).

6. Závěr

Hlavním cílem této bakalářské práce bylo jednak popsat ontogenezi a fyziologii vzniku melaninového zbarvení u ptáků, tak také nastínit jeho význam v životních strategiích a zároveň shrnout poznatky týkající se mechanismů vztahu mezi úrovní melaninového zbarvení a chováním ptáků. Jelikož důležití zprostředkovatelé tohoto vztahu, melanokortinový systém spolu s melanokortinovými receptory, byly objeveny relativně nedávno, přibližně před dvěma desetiletími, většina prací se alespoň zpočátku věnovala téměř výhradně savcím druhům. Z toho důvodu o lokalizaci a fungování těchto receptorů u dalších skupin obratlovců doposud nemáme příliš podrobné znalosti. Proto jsem ve své práci popsala melanokortinový systém savců a srovnala ho s dostupnými a nejnovějšími informacemi o ptácích.

Stejně tak je tomu u behaviorálních syndromů, které byly studovány především u savců, zejména u lidí, primátů, laboratorních hlodavců a domestikovaných zvířat (Gosling 2001). Přestože je v poslední době studiu behaviorálních syndromů u ptáků věnována větší pozornost, stále je nedostatek studií, které by hodnotily jejich ekologický a evoluční význam. Stejná absence znalostí je patrná také u souvislostí se signální funkcí melaninového zbarvení a ornamentů spolu s jeho důsledky pro fitness jedince, potažmo životních strategií druhů.

Jak z této bakalářské práce vyplývá, není pochyb o tom, že úroveň syntézy melaninu je s chováním korelována a že melaninové zbarvení u ptáků ovlivňuje mnohé fenotypové vlastnosti včetně chování. Na základě shrnutí jednotlivých příkladů a dostupné literatury jsem shrnula vztahy mezi pěti typy chování ptáků a úrovní melaninového zbarvení a zjistila jsem, že zvýšený podíl melaninu v peří ptáků, který je spřažen s fyziologickými funkcemi během jeho zvýšené syntézy v organismu činí ptáky agresivnějšími, dominantnějšími, schopnými lépe se vyrovnat se stresujícími situacemi, ochotnějšími prozkoumávat své okolí a ovlivňovat též antipredační chování a rodičovskou péči.

Mnohé studie, ze kterých jsem čerpala, se zabývaly pouze několika modelovými druhy, a to konkrétně sovou pálenou (*Tyto alba*), vrabcem domácím (*Passer domesticus*), sýkorou koňadrou (*Parus major*), poštolkou obecnou (*Falco tinnunculus*), puštíkem obecným (*Strix aluco*), čížkem lesním (*Carduelis spinus*) a strnadcem černohrdlým (*Zonotrichia querula*). Jak již bylo naznačeno v textu, ne u všech druhů měly studie totožné výsledky. Je tedy zřejmé, že další studie, porovnávající jedince v rámci různých populací či využívající více modelových skupin ptáků jsou nutné pro stanovení obecných zákonitostí týkajících se úrovně exprese melaninového zbarvení, behaviorálních projevů a životních strategií ptáků. Tyto poznatky by tak přinesly více vhledu do signální funkce melaninového zbarvení u ptáků, jehož význam byl v této souvislosti, na rozdíl od karotenoidového ornamentu dosud

opomíjen. Zvláštní pozornost by pak měla být věnována především druhům polymorfním v melaninovém zbarvení.

Dále je nutno podotknout, že ve většině v dostupných studiích se jednalo o sledování vlivu eumelaninu na behaviorální projevy a životní strategie. Zdá se ale, že i pheomelaninové zbarvení má vliv na behaviorální vlastnosti některých druhů ptáků (Roulin et al. 2003) a tak by pheomelaninu, jehož syntéza je v organismu řízena jinými fyziologickými ději, mělo být věnováno v budoucích studiích více pozornosti.

Ve své diplomové práci nebudu přímo navazovat na toto téma, chtěla bych se ale zaměřit na vlastnosti signalizující kvalitu samců a ovlivňující samičí výběr u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*).

7. Seznam použité literatury

- Almasi B., Jenni L., Jenni-Eiermann S. a Roulin A.** 2010: Regulation of stress response is heritable and functionally linked to melanin-based coloration. *Journal of Evolutionary biology* 23: 987-996
- Almasi B., Roulin A. a Jenni L.** 2013: Corticosterone shifts reproductive behaviour towards self-maintenance in the barn owl and is linked to melanin-based coloration in females. *Hormones and Behavior* 64: 161-171
- Almasi B., Roulin A., Jenni-Eiermann S. a Jenni L.** 2008: Parental investment and its sensitivity to corticosterone is linked to melanin-based coloration in barn owls. *Hormones and Behavior* 54: 217-223
- Andersson S.** 1996: Bright ultraviolet colouration in the Asian whistling-thrushes (*Myiophonus* spp.). *Proceedings of the Royal Society B* 263: 843-848
- Angleitner A., Ostendorf F. a Joh O. P.** 1990: Towards a taxonomy of personality descriptions in German: a psycho-lexical study. *European Journal of Personality* 4: 89-118
- Ariyomo T. O., Carter M. a Watt P. J.** 2013: Heritability of boldness and aggressiveness in the zebrafish. *Behavior Genetics* 43: 161-167
- Berglund A., Bisazza A. a Pilastro A.** 1996: Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 385-399
- Bókony V., Lendvai Á. Z. a Liker A.** 2006: Multiple cues in status signalling: The role of wingbars in aggressive interactions of male House Sparrows. *Ethology* 112: 947-954
- Bókony V., Liker A., Székely T. a Kis J.** 2003: Melanin-based plumage coloration and flight displays in plovers and allies. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 2491-2497
- Bolnick D. I., Svanbäck R., Fordyce J. A., Yang L. H., Davis J. M., Hulsey C. D. a Forister M. L.** 2003: The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28
- Bonser R. H. C.** 1995: Melanin and the abrasion. *The Condor* 97: 590-591
- Boswell T. a Takeuchi S.** 2005: Recent developments in our understanding of the avian melanocortin system: Its involvement in the regulation of pigmentation and energy homeostasis. *Peptides* 26: 1733-1743
- Both Ch., Dingemanse N. J., Drent P. J. a Tinbergen J. M.** 2005: Pairs of extreme animal personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 74: 667-674
- Brooke M. L.** 1998: Ecological factors influencing the occurrence of 'flash marks' in wading birds. *Functional Ecology* 12: 339-346

- van den Brink V., Dolivo V., Falourd X., Dreiss A. N. a Roulin A.** 2011: Melanic color-dependent antipredator behavior strategies in barn owl nestlings. *Behavioral Ecology* 23: 473-480
- van den Brink V., Dreiss A. N. a Roulin A.** 2012 (a): Melanin-based coloration predicts natal dispersal in the barn owl, *Tyto alba*. *Animal behaviour* 84: 805-812
- van den Brink V., Henry I., Wakamatsu K. a Roulin A.** 2012 (b): Melanin-based coloration in juvenile kestrels (*Falco tinnuncus*) covaries with anti-predatory personality traits. *Ethology* 118: 673-682
- Brush A. H.** 1990: Metabolism of carotenoid pigments in birds. *The FASEB Journal* 4: 2969-2977
- Buckley P. A.** 1987: Mendelian genes. In *Avian Genetics, a Population and Ecological Approach* (eds. F. Cooke a P. A. Buckley). Academic Press, Orlando, USA; 1-44
- Burley N.** 1986: Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* 127: 415-445
- Butler A. A., Kesterson R. A., Khong K., Cullen M. J., Pelkeymouter M. A., Dekoning J., Baetscher M. a Cone R. D.** 2000: A unique metabolic syndrome causes obesity in the melanocortin 3 receptor-deficient mouse. *Endocrinology* 141: 3518-3521
- Butler M. a Johnson A. S.** 2004: Are melanised feather barbs stronger? *The Journal of Experimental Biology* 207: 285-293
- Buxton P. A.** 1923: Animal life in deserts. *Edward Arnold and Co., London*
- Carere C. a van Oers K.** 2004: Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & Behavior* 82: 905-912
- Cichorek M., Walchuska M., Stasiewicz M. a Tymińska A.** 2013: Skin melanocytes: biology and development. *Postępy Dermatologii i Alergologii* 30: 30-41
- Cone R. D.** 2005: Anatomy and Regulation of the Central Melanocortin System. *Nature Neuroscience* 7: 1048-1054
- Dhillon W.S., Small C.J., Gardiner J.V., Bewick G.A., Whitworth E.J., Jethwa P.H., Seal L.J, Ghatei M.A., Hinson J.P. a Bloom S.R.** 2003: Agouti-related protein has an inhibitory paracrine role in the rat adrenal gland. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 301: 102-107
- Doucet S. M. a Meadows M. G.** 2009: Iridescence: a functional perspective. *Journal of the Royal Society interface* 6: S115-S132
- Doucet S. M., Shawkey M. D., Hill G. E. a Montgomerie R.** 2006: Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *The Journal of Experimental Biology* 209: 380-390

- Dreiss A. N., Antoniazza S., Burri R., Fumagalli L., Sonnay C., Frey C., Goudet J. a Roulin A.** 2012: Local adaptation and matching habitat choice in female barn owls with respect to melanic coloration. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 103-114
- Ducrest A., Keller L. a Roulin A.** 2008: Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 502-510
- Dyck J.** 1976: Structural colours. *Proceedings 16th International Ornithological Congress* (editováno Frith H. J. a Calaby J. H.). *Australian Academy of Sciences, Canberra, str.* 426-437
- Edelaar P., Siepielski A. M. a Clobert J.** 2008: Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* 62: 2462-2472
- Ely D. L.** 1981: Hypertension, social rank, and aortic arteriosclerosis in CBA/J mice. *Physiology & behavior* 26: 655-61
- Endler J. A.** 1980: Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34: 76-91
- Endler J. A.** 1988: Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London B* 319: 505-523
- Endler J. A.** 1993: The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63: 1-27
- Evans M. R., Goldsmith A. R. a Norris S. R. A.** 2000: The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156-163
- Exnerová A., Svádová K. H., Fučíková E., Drent P. a Štys P.** 2010: Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 723-728
- Fokkema D. S., Koolhaas J. M. a van der Gugten J.** 1995: Individual characteristics of behavior, blood pressure, and adrenal hormones in colony rats. *Physiology & Behavior* 57: 857-862
- Folstad I. a Karter A. J.** 1992: Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139: 603-622
- Fučíková E., Drent P. J., Smits N. a van Oers K.** 2009: Handling stress as a measure of personality in great tit nestlings (*Parus major*). *Ethology* 115: 366-374
- Galeotti P., Rubolini D., Dunn P. O. a Fasola M.** 2003: Colour polymorphism in birds: causes and functions. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 635-646
- Gans C. a Northcutt N. G.** 1983: Neural crest and the origin of vertebrates: a new head. *Science* 220: 268-273

- Gantz I. a Fong T. M.** 2003: The melanocortin system. *American Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism* 284: E468-E474
- Gantz I., Konda Y., Tashiro T., Shimoto Y., Miwa H., Munzert G., Watson S. J., DelValle J. a Yamada T.** 1993 (a): Molecular cloning of a novel melanocortin receptor. *Journal of Biological Chemistry* 268: 8246-50
- Gantz I., Miwa H., Konda Y., Shimoto Y., Tashiro T., Watson S. J., DelValle J. a Yamada T.** 1993 (b): Molecular cloning, expression, and gene localization of a fourth melanocortin receptor. *Journal of Biological Chemistry* 268: 15174-9
- Gantz I., Shimoto Y., Konda Y., Miwa H., Dickinson Ch. J. a Yamada T.** 1994: Molecular cloning, expression, and characterization of a fifth melanocortin receptor. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 200: 1214-1220
- Germain R. R., Marra P. P., Kyser T. K. a Ratcliffe L. M.** 2010: Adult-like plumage coloration predicts winter territory quality and timing of arrival on the breeding grounds of yearling male american redstarts. *Condor* 112: 676-682
- Gluckman T.-L. a Cardoso G. C.** 2009: A method to quantify the regularity of barred plumage patterns. *Behavioral Ecology and Sociology* 63: 1837-1844
- Gluckman T.-L. a Cardoso G. C.** 2010: The dual function of barred plumage in birds: camouflage and communication. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 2501-2506
- Gomez D. a Théry M.** 2007: Simultaneous crypsis and conspicuousness in color patterns: comparative analysis of a neotropical rainforest bird community. *American Naturalist* 169: S42-S61
- Gonzalez G., Sorci G., Smith L. C. a de Lope F.** 2002: Social control and physiological cost of cheating in status signalling male house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology* 108: 289-302
- Gonzalez M. I., Vaziri S. a Wilson C. A.** 1996: Behavioral effects of α -MSH and MCH after central administration in the female rat. *Peptides* 17: 171-177
- Gosling S. D.** 1998: Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Comparative Psychology* 112: 107-118
- Gosling S. D.** 2001: From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127: 45-86
- Granholt N. H. a van Amerongen A. W.** 1991: Effects of exogenous MSH on the transformation from phaeo- to eumelanogenesis within C57BL/6J-A^y/a hairbulb melanocytes. *The Journal of Investigative Dermatology* 96:78-84.

- Gunderson A. R., Frame A. M., Swaddle J. P. a Forsyth M. H.** 2008: Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? *Journal of Avian Biology* 39: 539-545
- Hamilton W. D. a Zuk M.** 1982: Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384-387
- Hayashi H., Imai K. a Imai K.** 1991: Characterization of chicken ACTH and alpha-MSH: the primary sequence of chicken ACTH is more similar to *Xenopus* ACTH than to other avian ACTH. *General and Comparative Endocrinology* 82: 434-443
- Hearing V. J. a Tsukamoto K.** 1991: Enzymatic control of pigmentation in mammals. *The FASEB Journal* 5: 2902-2909
- Hegner R. E. a Wingfield J. C.** 1987: Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows. *The Auk* 104: 462-469
- Hogan-Warburg A. J.** 1966: Social behaviour of the ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Publisher: Brill E. J.*
- Huszar D., Lynch C. A., Fairchild-Huntress V., Dunmore J. H., Fang Q., Berkemeyer L. R., Gu W., Kesterson R. A., Boston B. A., Cone R. D., Smith F. J., Campfield J. A., Burn P. a Lee F.** 1997: Targeted disruption of the melanocortin-4 receptor results in obesity in mice. *Cell* 88: 131-141
- Chandler C. R., Ketterson E. D., Nolan V. jr a Ziegenfus Ch.** 1994: Effects of testosterone on spatial activity in free-ranging male dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Animal Beahviour* 47: 1445-1455
- Chhajlani V. a Wikberg J. E. S.** 1992: Molecular cloning and expression of the human melanocyte stimulating hormone receptor cDNA. *FEBS letters* 390: 238-238
- Iturriza F. C., Estivariz F. E. a Levitin H. P.** 1980: Coexistence of alpha-melanocyte-stimulating hormone and adrenocorticotrophin in all cells containing either of the two hormones in the duck pituitary. *General and Comparative Endocrinology* 42: 110-115
- Ketterson E. D., Nolan V. jr, Cawthorn M. L., Parker P. G. a Ziegenfus Ch.** 1996: Phenotypic engineering: using hormones to explore the mechanistic and functional bases of phenotypic variation in nature. *Ibis* 138: 70-86
- Ketterson E. D., Nolan V. jr, Wolf L. a Ziegenfus C.** 1992: Testosterone and avian life histories - effects of experimentally elevated testosterone on behavior and correlates of fitness in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *American Naturalist* 140: 980-999
- Kingma S. A., Szentirmai I., Székely T., Bókony V., Bleeker M., Liker A. a Komdeur J.** 2008: Sexual selection and the function of melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1277-1288

- Koolhaas J. M.** 2008: Coping style and immunity in animals: Making sense of individual variation. *Brain, Behavior, and Immunity* 22: 662-667
- Koolhaas J. M., de Boer S. F. a Bohus B.** 1997: Motivational systems or motivational states: Behavioural and physiological evidence. *Applied Animal Behaviour Science* 53: 131-143
- Koolhaas J. M., Korte S. M., De Boer S. F., van der Vegt B. J., van Reenen C. G., Hopster H., De Jong I. C., Ruis M. A. W. a Blokhuis H. J.** 1999: Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23: 925-935
- Kobayashi T., Vieira W. D., Potterf B., Sakai Ch., Imokawa G. a Hearing V. J.** 1995: Modulation of melanogenic protein expression during the switch from eu- to pheomelanogenesis. *Journal of Cell Science* 108: 2301-2309
- Labbé O., Desarnaud F., Eggericks D., Vassart G. a Parmentier M.** 1994: Molecular cloning of a mouse melanocortin 5 receptor gene widely expressed in peripheral tissues. *Biochemistry* 33: 4543-4549
- Liu Y., Hong L., Wakamatsu K., Ito S., Adhyaru B., Cheng Ch., Bowers C. R. a Simon J. D.** 2005: Comparison of structural and chemical properties of black and red human hair melanosomes. *Photochemistry and Photobiology* 81: 135-144
- Lowe S. E. a Bradshaw J. W. S.** 2001: Ontogeny of individuality in the domestic cat in the home environment. *Animal behaviour* 61: 231-237
- Lu D., Willard D., Patel I. R., Kadwell S., Overton L., Kost T., Luther M., Chen W., Woychik R. P., Wilkison W. O. a Cone R. D.** 1994: Agouti protein is an antagonist of the melanocyte-stimulating-hormone receptor. *Nature* 371: 799-802
- Marchetti Ch. a Drent P. J.** 2000: Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour* 60: 131-140
- Mateos-Gonzalez F. a Senar J. C.** 2012: Melanin-based trait predicts individual exploratory behaviour in siskins, *Carduelis spinus*. *Animal Behaviour* 83: 229-232
- Maynard-Smith F. R. S. a Harper D. G. C.** 1988: The evolution of aggression: can selection generate variability? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 319: 557-570
- McGraw K. J.** 2006: Mechanics of melanin-based coloration. *Bird Coloration. Volume I: Mechanisms and Measurements* (editováno Hill G. E. a McGraw K. J.). *Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press*, str. 243-294
- McGraw K. J., Mackillop E. A., Dale J. a Hauber M. E.** 2002: Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205: 3747-3755

- Montgomerie R., Lyon B. a Holder K.** 2001: Dirty ptarmigan: behavioral modification of conspicuous male plumage. *Behavioral Ecology* 12: 429-438
- Morgan C., Thomas R. E. a Cone R. D.** 2004: Melanocortin-5 receptor deficiency promotes defensive behavior in male mice. *Hormones and Behavior* 45: 58-63
- Mountjoy K. G., Robbins L. S., Mortrud M. T. a Cone R. D.** 1992: The cloning of a family of genes that encode the melanocortin receptors. *Science* 257: 1248-1251
- Muck Ch. a Goymann W.** 2011: Throat patch size and darkness covaries with testosterone in females of a sex-role reversed species. *Behavioral Ecology* 22: 1312-1319
- Nakagawa S., Ockendon N., Gillespie D. O. S., Hatchwell B. J. a Burke T.** 2007: Does the badge of status influence parental care and investment in house sparrows? An experimental test. *Oecologia* 153: 749-760
- Nicolaus M., Tinbergen J. M., Bouwman K. M., Michler S. P. M., Ubels R., Both Ch., Kempenaers B. a Dingemanse N. J.** 2012: Experimental evidence for adaptive personalities in a wild passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 4885-4892
- van Oers K., Drent P. J., de Goede P. a van Noordwijk A. J.** 2003: Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 65-73
- Pariante C.** 2003: Depression, stress and the adrenal axis. *Journal of Neuroendocrinology* 15: 811-812
- Perrier C., de Lope F., Møller A. P. a Ninni P.** 2002: Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology* 13: 728-736
- Plonka P. M., Passeron T., Brenner M., Tobin D. J., Shibahara S., Thomas A., Slominski A., Kadekaro A. L., Hershkovitz D., Peters E., Nordlund J. J., Abdel-Malek Z., Takeda K., Paus R., Ortonne J. P., Hearing V. J. a Schallreuter K. U.** 2009: What are melanocytes really doing all day long...? *Experimental Dermatology* 18: 799-819
- Price T.** 1987: Diet variation in a population of Darwin's finches. *Ecology* 68: 1015-1028
- Prum R. O.** 2006: Anatomy, physics, and evolution of structural colors. *Bird Coloration. Volume I: Mechanisms and Measurements* (editováno Hill G. E. a McGraw K. J.). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, str. 295-353
- Prum R. O. a Torres R.** 2003: Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *The Journal of Experimental Biology* 206: 2409-2429
- Quesada J. a Senar J. C.** 2007: The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defence in the great tit. *Ethology* 113: 640-647

- Racca S., Spaccamiglio A., Esculapio P., Abbadessa G., Cangemi L., DiCarlo F. a Portaleone P.** 2005: Effects of swim stress and alpha-MSH acute pre-treatment on brain 5-HT transporter and corticosterone receptor. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 81: 894-900
- Réale D., Reader S. M., Sol D., McDougall P. T. a Dingemanse N. J.** 2007: Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291-318
- van Rhijn J. G.** 1973: Behavioural dimorphism in male ruffs, *Philomachus pugnax* (L.). *Behaviour* 47: 153-229
- Riechert S. a Hedrick A. V.** 1993: A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour* 46: 669-675
- Robbins L. S., Nadeau J. H., Johnson K. R., Kelly M. A., Roselli-Rehfuss L., Baack E., Mountjoy K. G. a Cone R. D.** 1993: Pigmentation phenotypes of variant extension locus alleles result from point mutations that alter MSH receptor function. *Cell* 72: 827-34
- Rohwer S.** 1975: The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29: 593-610
- Rohwer S.** 1977: Status signalling in Harris sparrows: some experiments in deception. *Behaviour* 61: 107-129
- Rohwer S. a Wingfield J. C.** 1981: A field study of social-dominance, plasma levels of luteinizing hormone and steroid hormones in wintering Harris sparrows. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57: 173-183
- Roselli-Rehfuss L., Mountjoy K. G., Robbins L. S., Mortrud M. T., Low M. J., Tatro J. B., Entwistle M. L., Simerly R. B. a Cone R. D.** 1993: Identification of a receptor for gamma melanotropin and other proopiomelanocortin peptides in the hypothalamus and limbic system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90: 8856-8860
- Roulin A.** 2004: The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological Reviews* 79: 815-848
- Roulin A., Ducret B., Ravussin P. A. a Altwegg R.** 2003: Female colour polymorphism covaries with reproductive strategies in the tawny owl *Strix aluco*. *Journal of Avian Biology* 34: 393-401
- Roulin A. a Wink M.** 2004: Predator-prey relationships and the evolution of genetic colour polymorphism: a phylogenetic analysis in diurnal raptors. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 565-578
- Ruiz-De-Castañeda R., Burt E. H. jr, González-Braojos S. a Moreno J.** 2012: Bacterial degradability of an intrafeather unmelanized ornament: a role for feather-degrading bacteria in sexual selection? *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 409-419

- Saino N., Stradi R., Ninni P., Pini E. a Møller A. P.** 1999: Carotenoid plasma concentration, immune profile, and plumage ornamentation in male barn swallow (*Hirundo rustica*). *The American Naturalist* 154: 441-448
- Sánchez E., Rubio V. C. a Cerdá-Reverter J. M.** 2010: Molecular and pharmacological characterization of the melanocortin type 1 receptor in the sea bass. *General and Comparative Endocrinology* 165: 163-169
- Senar J. C.** 1999: Plumage coloration as a signal of social status. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 22: 1669–1686
- Senar J. C. a Camerino M.** 1998: Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proceedings of the Royal Society B* 271: 1515-1520
- Senar J.C., Camerino M., Copete J. L. a Metcalfe N. B.** 1993: Variation in black bib of the Eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. *The Auk* 110: 924-927
- Senar J. C., Polo V., Uribe F. a Camerino M.** 2000: Status signalling, metabolic rate and body mass in the siskin: the cost of being a subordinate. *Animal Behaviour* 59: 103-110
- Shadiack A. M., Sharma S. D., Earle D. C., Spana C. a Hallam T. J.** 2007: Melanocortins in the treatment of male and female sexual dysfunction. *Current Topics in Medicinal Chemistry* 7: 1137-1144
- Schoech S. J., Ketterson E. D. a Nolan V. jr** 1999: Exogenous testosterone and the adrenocortical response in dark-eyed juncos. *The Auk* 116: 64-72
- Schiöth H. B., Lagerström M. C., Watanobe H., Jonsson L., Vergoni A. V., Ringholm A., Skarphedinsson J. O., Skuladottir G. V., Klovins J. a Frederiksson R.** 2003: Functional role, structure, and evolution of the melanocortin 4 receptor. *Annals of the New York Academy of Sciences* 994: 74-83
- Schiöth H. B., Haitina T., Ling M. K., Ringholm A., Fredriksson R., Cerdá-Reverter J. M. a Klovins J.** 2005: Evolutionary conservation of the structural, pharmacological, and genomic characteristics of the melanocortin receptor subtypes. *Peptides* 26: 1886-1900
- Sih A., Bell A. a Johnson J. Ch.** 2004 (a): Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372-378
- Sih A., Bell A., Johnson J. Ch. a Zemba R. E.** 2004 (b): Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly review of Biology* 79: 241-277
- Silverin B.** 1980: Effects of long-acting testosterone treatment on freelifving pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. *Animal Behaviour* 20: 906-912

- Skúlason S. a Smith T. B.** 1995: Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 366–370
- Smith J. M.** 1966: Sympatric speciation. *The American Naturalist* 100: 637-650
- Smith T. B.** 1993: Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* 363: 618-620
- Sternalski A. a Bretagnolle V.** 2010: Experimental evidence of specialised phenotypic roles in a mobbing raptor. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 1351-1361
- Strader A. D., Schiöth H. B. a Buntin J. D.** 2003: The role of the melanocortin system and the melanocortin-4 receptor in ring dove (*Streptopelia risoria*) feeding behavior. *Brain Research* 960: 112-121
- Swaddle J. P. a Cuthill I. C.** 1994: Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage. *Biological Sciences* 258: 267-271
- Swan G. A. a Waggott A.** 1970: Studies related to the chemistry of melanins. Part X. quantitative assessment of different types of units present in dopa-melanin. *Journal of the Chemical Society C* 10: 1409-1418
- Székely T., Reynolds J. D. a Figuerola J.** 2000: Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404-1413
- Tachibana T., Sugahara K., Ohgushi A., Ando R., Kawakami S., Yoshimatsi T. a Furuse M.** 2001: Intracerebroventricular injection of agouti-related protein attenuates the anorexigenic effect of alpha-melanocyte stimulating hormone in neonatal chicks. *Neuroscience Letters* 305: 131-134
- Takeuchi S., Kudo T. a Takahashi S.** 1998: Molecular cloning of the chicken melanocortin 2 (ACTH)-receptor gene. *Biochimica et Biophysica Acta* 1403: 102-108
- Takeuchi S., Suzuki H., Yabuuchi M. a Takahashi S.** 1996: A possible involvement of melanocortin 1-receptor in regulating feather color pigmentation in the chicken. *Biochimica et Biophysica Acta* 1308: 164-168
- Takeuchi S. a Takahashi S.** 1998: Melanocortin receptor genes in the chicken – tissue distribution. *General and Comparative Endocrinology* 11: 220-231
- Takeuchi S. a Takahashi S.** 1999: A possible involvement of melanocortin 3 receptor in the regulation of adrenal gland function in the chicken. *Biochimica et Biophysica Acta* 1448: 512-518
- Takeuchi S., Takahashi S., Okimoto R., Schiöth H. B. a Boswell T.** 2003: Avian melanocortin system: alpha-MSH may act as an autocrine/paracrine hormone: a minireview. *Annals of New York Academy of Sciences* 994: 366-372

- Teshigawara K., Takahashi S., Boswell T., Li Q., Tanaka S. a Takeuchi S.** 2001: Identification of avian alpha-melanocyte-stimulating hormone in the eye: temporal and spatial regulation of expression in the developing chicken. *Journal of Endocrinology* 168: 527-537
- Thody A. J., Wilson C. A. a Everard D.** 1981: α -melanocyte stimulating hormone stimulates sexual behaviour in the female rat. *Psychopharmacology* 74: 153-156
- Thusius K. J., Peterson K. A., Dunn P. O. a Whittingham L. A.** 2001: Male mask size is correlated with mating success in the common yellowthroat. *Animal Behaviour* 62: 435-446
- Verbeek M. E. M., Drent P. J. a Wiepkema P. R.** 1994: Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour* 48: 1113-1121
- Verbeek M. E. M., Boon A. a Drent P. J.** 1996: Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133: 945-963
- Vergoni A. V., Bertolini A., Wikberg J. E. S. a Schiöth H. B.** 1999: Selective melanocortin MC₄ receptor blockage reduces immobilizationstress-induced anorexia in rats. *European Journal of Pharmacology* 369: 11-15
- Wakamatsu K. a Ito S.** 2002: Advanced chemical methods in melanin determination. *Pigment Cell Res* 15: 174-183
- Ward J. M., Blount J. D., Ruxton G. D. a Houston D. C.** 2002: The adaptive significance of dark plumage for birds in desert environments. *Ardea* 90: 311-323
- Weatherhead P. J. a Robertson R. J.** 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: „the sexy son hypothesis“. *The American Naturalist* 113: 201-208
- Wedekind C. a Folstad I.** 1994: Adaptive of nonadaptive immunosuppression by sex hormones? *The American Naturalist* 143: 936-938
- Wechsler B.** 1995: Coping and coping strategies: a behavioural view. *Applied Animal Behaviour Science* 43: 123-134
- West P. M. a Packer C.** 2002: Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science* 297: 1339-1343
- Zahavi A.** 1975: Mate selection – a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214
- Zi J., Yu X., Li Y., Hu X., Xu H., Wang X., Liu X. a Fu R.** 2003: Coloration strategies in peacock feathers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 12576-12578